

SÉRIE A, n° 285

N° D'ORDRE : 309

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PAR

Chung Hwang CHOW

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'Étude du développement des Coprins.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

25 AVRIL 1934

Soutenues le

1934, devant la Commission d'examen

Président : M. P.-A. DANGEARD.

Examineurs : { M. L. BLARINGHEM.
M. COMBES.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1934

SÉRIE A, n° 285

N° D'ORDRE : 309

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PAR

Chung Hwang CHOW

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'Étude du développement des Coprins.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le

1934, devant la Commission d'examen

Président : M. P.-A. DANGEARD.

Examineurs : { M. L. BLARINGHEM.
M. COMBES.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1934

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire . . . M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

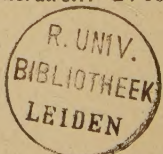
<i>Professeurs honoraires</i>	H. LE CHATELIER.	LÉON BRILLOUIN.
	H. LEBESGUE.	E. GOURSAT.
	A. FERNBACH.	WALLERANT.
	A. LEDUC.	GUILLET.
	EMILE PICARD.	PÉCHARD.
	Rémy PERRIER.	FREUNDLER.

PROFESSEURS

P. JANET. T	Electrotechnique générale.	G. BRUHAT.	Physique.
G. BERTRAND. T	Chimie biologique.	E. DARMOIS.	Physique.
M ^{me} P. CURIE. T	Physique générale.	A. DEBIERNE.	Radioactivité.
M. CAULLERY. T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	A. DUFOUR. T	Physique (P. C. N.).
G. URBAIN. T	Chimie générale.	L. DUNOYER.	Optique appliquée.
Emile BOREL. T	Calcul des probabilités et Physique mathém.	A. GUILLIERMOND. T	Botanique (P. C. N.)
L. MARCHIS. T	Aviation.	M. JAVILLIER.	Chimie biologique.
Jean PERRIN. T	Chimie physique.	L. JOLEAUD.	Paléontologie.
H. ABRAHAM. T	Physique.	ROBERT-LÉVY.	Zoologie.
E. CARTAN. T	Géométrie supérieure.	H. MOUTON.	Chimie physique.
M. MOLLIARD. T	Physiologie végétale.	F. PICARD.	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
L. LAPICQUE. T	Physiologie générale.	Henri VILLAT. T	Mécanique des fluides et applications.
E. VESSIOT. T	Théorie des fonctions et théorie des transformations.	Ch. JACOB. T	Géologie.
A. COTTON. T	Physique.	P. PASCAL. T	Chimie minérale.
J. DRACH. T	Analyse supérieure.	M. FRÉCHET. T	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
Charles FABRY. T	Physique.	E. ESCLANGON. T	Astronomie.
Charles PÉREZ. T	Zoologie.	M ^{me} RAMART-LUCAS.	Chimie organique.
LÉON BERTRAND. T	Géologie structurale et géologie appliquee.	H. BÉGHIN. T	Mécanique physique et expérimentale.
E. BLAISE. T	Chimie organique.	FOCH.	Mécanique expérimentale des fluides
R. LESPIEAU. T	Théories chimiques.	PAUTHENIER.	Physique (P. C. N.).
P. PORTIER. T	Physiologie comparée.	De BROGLIE. T	Théories physiques.
E. RABAUD. T	Biologie expérimentale.	CHRÉTIEN.	Optique appliquée.
P.-A. DANGEARD. T	Botanique.	P. JOB.	Chimie générale.
V. AUGER. T	Chimie appliquée.	LABROUSTE.	Physique du Globe.
M. GUICHARD.	Chimie minérale.	PRENANT.	Zoologie.
Paul MONTEL. T	Mécanique rationnelle.	VILLEY.	Mécanique physique et expérimentale.
P. WINTREBERT. T	Anatomie et histologie comparées.	BOHN.	Zoologie (P. C. N.).
L. BLARINGHEM. T	Botanique.	COMBES.	Sciences naturelles (P. C. N.)
O. DUBOSCQ. T	Biologie maritime.	GARNIER.	Mécanique rationnelle.
G. JULIA. T	Mécanique analytique.	PÉRÈS.	Mécanique des fluides.
C. MAUGUIN. T	Minéralogie.	HACKSPILL.	Chimie (P. C. N.).
A. MICHEL-LÉVY	Pétrographie.	LAUGIER.	Physiologie générale.
H. BÉVARD. T	Mécanique expérimentale des fluides.	TOUSSAINT.	Technique Aéronautique.
A. DENJOY. T	Calcul différentiel et calcul intégral.	M. CURIE.	Physique (P. C. N.).
L. LUTAUD. T	Géographie physique et géologie dynamique.	G. RIBAUD. T	Hautes températures.
Eugène BLOCH. T	Physique théorique et physique céleste.	CHAZY.	Mathématiques.
		GAULT.	Chimie (P. C. N.).
		CROZE.	Physique.
		DUPONT.	Chimie (P. C. N.).
		LANGUINE.	Géologie.

Secrétaire..... A. PACAUD.

Secrétaire honoraire.... D. TOMBECK.



Contribution à l'Étude du développement des Coprins

par Chung Hwang CHOW (1)

PRÉFACE

Avant d'exposer les résultats de nos observations, nous tenons à exprimer ici la reconnaissance que nous devons à notre Maître, M. le Professeur P.-A. DANGEARD pour l'accueil si bienveillant que nous avons reçu dans son laboratoire, l'intérêt qu'il n'a cessé de nous témoigner et les précieux conseils qu'il nous a prodigués. Qu'il veuille bien accepter l'hommage que nous lui faisons de notre travail comme gage de notre gratitude profonde et respectueuse.

Nous remercions vivement M. F. MOREAU, Doyen de la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand et M^{me} MOREAU, Assistante, de leur aimable hospitalité à la Station biologique de Besse-en-Chandesse où nous avons poursuivi nos études pendant les deux mois de l'été 1931 dans une atmosphère pleine de cordialité et aussi de l'intérêt que suscitaient nos travaux.

Nous prions aussi M. E. FOEX, Directeur de la Station centrale de Pathologie végétale à Versailles, et M. G. ARNAUD, Directeur-Adjoint, de vouloir bien accepter nos remerciements sincères pour leur bienveillante permission de travailler dans leur laboratoire et leur bibliothèque dont nous avons bien profité pour le présent travail.

1. Research Fellow of the China Foundation for the Promotion of Education and Culture.

Nos sentiments de gratitude vont également à M. R. HEIM, Sous-Directeur du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, à qui nous devons une bonne partie de nos connaissances en mycologie.

Nous adressons nos vifs remerciements à MM. S. BUCHET et R. KÜHNER, Assistants, qui nous ont fait profiter tant de fois de leur expérience.

Enfin, nous nous faisons un plaisir de citer les noms de nos camarades du Laboratoire de la Sorbonne : MM. P. GAVAUDAN, J. RAYMOND, M. CLÉMENCET, BROULAND et M. PELLETIER, auprès de qui nous avons trouvé tant d'aide et de sympathie.

INTRODUCTION

Depuis que M^{lle} BENS AUDE, en étudiant des cultures monospores de *Coprinus fimetarius*, signala, pour la première fois, l'hétérothallisme chez les Basidiomycètes [4, 5], les Coprins ont été les plus utilisés, au cours des quinze dernières années dans les recherches concernant ce nouveau sujet de biologie.

C'est, sans doute, parce que ces champignons sont plus facilement cultivés au laboratoire sur des milieux artificiels.

Si le problème de l'hétérothallisme a déjà provoqué de nombreuses recherches, parmi lesquelles on peut citer particulièrement celles de KNIEP [45-47], de BRUNSWIK [7-10], de VANDENDRIES [74-100], la plupart d'entre elles sont consacrées aux études expérimentales. On n'en connaît que bien peu de chose encore au point de vue cytologique.

D'autre part, dans l'ontogénie des Coprins, des contradictions se sont élevées relativement à l'origine et au mode de formation des feuillets. Pour éclaircir ce point controversé, il est nécessaire de suivre attentivement le développement du carpophore à partir de sa prime jeunesse.

Il est évident que dans le présent travail, on ne peut se passer des cultures pures. Elles nous ont fourni une grande partie de notre matériel.

Dans notre travail, nous adopterons le plan suivant : au lieu de faire l'étude successive des diverses espèces,

nous les étudierons simultanément à chacun des stades du cycle évolutif ; cette méthode, en rapprochant les types, simplifiera l'exposé et facilitera les comparaisons.

On trouvera d'abord quelques indications sur la terminologie et des renseignements sur la technique employée.

Dans la première partie, on suivra les divers stades du développement à partir de la germination des spores jusqu'à la fin du cycle évolutif.

Dans la deuxième partie seront décrites nos observations cytologiques sur le nucléome, le vacuome et le cytome.

La troisième partie sera consacrée à l'interprétation de la sexualité chez ces champignons, interprétation qui pourrait vraisemblablement être appliquée à l'ensemble des Basidiomycètes.

Enfin, nous terminerons par un résumé de nos observations principales et des résultats auxquels elles nous ont conduit.

TERMINOLOGIE

Avant d'aborder l'étude du développement, rappelons brièvement la terminologie que nous adoptons dans ce travail.

Nous distinguons avec FALCK [30], trois sortes de mycéliums chez les Basidiomycètes, d'après l'ordre d'apparition au cours du développement et les différences morphologiques et cytologiques ; à savoir : les mycéliums primaire, secondaire et tertiaire.

Le mycélium primaire est celui qui provient, en général, directement de la germination de la basidiospore. Il ne présente pas de différenciation nette entre filaments principaux et filaments latéraux ; il ne porte jamais d'anses d'anastomose au niveau des cloisons transversales, mais produit souvent des oïdies ; et ses cellules sont ou uninucléées, ou plurinucléées, mais non régulièrement binucléées.

Le mycélium secondaire est généralement caractérisé par la différenciation morphologique entre filaments principaux et filaments latéraux, par la présence d'anses d'anastomose accompagnant les cloisons transversales, par l'absence d'oïdies, et, surtout cytologiquement, par des cellules régulièrement binucléées, au moins aux extrémités des filaments en pleine croissance. Les deux noyaux de chaque cellule constituent un « dicaryon » qui se multiplie par divisions conjuguées ; les deux figures mitotiques se présentent simultanément et parallèlement.

Le mycélium tertiaire est le plus différencié ; il constitue

tous les tissus de la fructification, y compris les sclérotés, les rhizomorphes, etc.

Il est une terminologie, couramment employée d'ailleurs, qui désigne le mycélium primaire sous le nom de mycélium haploïde et le mycélium secondaire sous le nom de mycélium diploïde, ce dernier terme impliquant l'idée d'une assimilation du dicaryon au noyau double. Avant qu'une telle assimilation soit définitivement acceptée, nous préférons exclusivement appliquer le mot « diploïde » au stade très court qui a pour point de départ le noyau de fusion de la baside et finit au moment où intervient la réduction chromatique.

Dans nos études cytologiques, nous adopterons la terminologie de P.-A. DANGEARD que le lecteur trouvera dans le mémoire classique de l'auteur [25].

TECHNIQUE

Nous donnerons tout d'abord notre technique des cultures, puis des indications sur les procédés histologiques.

MÉTHODE DE CULTURE.

Les spores de chaque espèce ont été recueillies sur des lames de verre très propres placées à une petite distance au-dessous des chapeaux adultes. Pour faciliter la réalisation des cultures monospores par la méthode de l'aiguille sèche, il est préférable de ne laisser se déposer sur chaque lame qu'une sporée assez éparse, à peine visible à l'œil nu. Les lames portant des spores peuvent alors être étiquetées et conservées dans des boîtes de Pétri, en attendant le moment de l'ensemencement.

Nous avons employé, selon les cultures, des milieux liquides ou solides. Les milieux liquides, utilisés dans les cultures en cellules Van Tieghem, ont été les décoctions de crottin de cheval, de bois pourri, de sciure, et le moût de bière dilué. Nous les avons préparés de la façon suivante :

Décoction de crottin : on fait bouillir 300 grammes de crottin de cheval frais dans un litre d'eau pendant un quart d'heure, on presse et on filtre le liquide en y ajoutant ensuite de l'eau de façon à rétablir le volume initial.

Décoction de bois pourri : on fait macérer à l'autoclave, à 120° C., pendant une heure, 300 grammes de bois pourri pulvérisé dans un litre d'eau. On exprime et on filtre le liquide, puis on rétablit son volume primitif.

Décoction de sciure : on la prépare de la même manière que la précédente en employant 200 grammes de sciure pour un litre de liquide.

Le moût de bière employé a été une solution diluée à 2 %.

Les milieux solides sont les mêmes que les milieux liquides susmentionnés mais additionnés de gélose à raison de 15-20 grammes pour un litre de liquide. Celui à base de crottin de cheval a été le plus employé. Du crottin frais, après stérilisation, nous a également servi de milieu de culture.

La stérilisation des milieux se fait à l'autoclave pendant un quart d'heure à 120° C.

Pour les observations sur la germination des spores et le développement des jeunes mycéliums, des cultures ont été faites dans les cellules Van Tieghem. Dans ce cas, seuls les milieux liquides ont été employés en goutte pendante. Il est à remarquer que la lamelle portant la goutte de liquide à sa face inférieure doit être très mince et la goutte elle-même bien étalée, tout en évitant son contact avec l'anneau ; ce moyen permet d'examiner les cultures à un fort grossissement. La lamelle est fixée à l'anneau avec de la vaseline, ce qui ferme complètement la cellule. Il nous a paru inutile de mettre au fond de cette dernière une goutte d'eau dont la présence peut même gêner l'observation. Nos cultures ont pu demeurer ainsi pendant plusieurs semaines sans que les gouttes de milieu se soient desséchées. Dans ces cultures, on peut suivre de temps à autre les premiers stades du développement et les fixer et colorer au moment voulu.

Les milieux solides ont été employés exclusivement en boîtes de Pétri, en boîtes de Roux, et en flacons d'Erlenmeyer. La répartition dans les récipients se fait à chaud et de manière à obtenir une couche de 5 millimètres de milieu. Quant au crottin frais, nous l'avons employé seulement dans les grands flacons. Après la distribution

du milieu dans les récipients, une stérilisation à l'autoclave est toujours nécessaire.

Des repiquages ont été souvent pratiqués pour rajeunir les vieilles cultures, pour en reproduire de nouvelles et les multiplier, et aussi pour les débarrasser des micro-organismes étrangers qui parfois les contaminaient.

Nous avons employé deux méthodes différentes pour isoler les spores dans la réalisation des cultures monospermes : ce sont la méthode bactériologique et celle dite de l'aiguille sèche. La première méthode consiste dans la dilution d'une petite quantité de spores dans un certain volume d'eau stérilisée, en agitant de façon à ce que chaque gouttelette de liquide recueillie dans une pipette très fine ne contienne qu'une spore ou n'en renferme pas du tout. L'ensemencement peut alors se faire à l'aide de la pipette avec contrôle au microscope.

Dans la deuxième méthode, la lame de verre portant une sporée éparsée, est placée sous un objectif faible du microscope pour avoir une distance suffisante pour la manipulation. L'oculaire doit être en raison des dimensions des spores. Quand on trouve une spore désirable et isolée, on la déplace jusqu'au milieu du champ et on en approche doucement, par le haut, une aiguille fine, propre et sèche, jusqu'au contact de la spore. Celle-ci adhère facilement à la pointe de l'aiguille et on peut ainsi la transporter dans le milieu de culture. Cette méthode demande un certain apprentissage, mais une fois l'expérience acquise, on peut faire des cultures monospermes avec beaucoup de facilité et de sûreté.

Les croisements des mycéliums ont toujours été exécutés dans des boîtes de Pétri. Il suffit de transporter sur un milieu frais un petit fragment de chacun des mycéliums à confronter en laissant entre eux une certaine distance, et on attend le résultat de leur rencontre.

Nous faisons remarquer enfin que pour réduire au minimum les chances de contamination des cultures, il est

nécessaire de flamber tout instrument avant de l'introduire dans une culture et de passer à la flamme le pourtour de l'ouverture du récipient avant et après chaque opération. Ces précautions sont surtout nécessaires pour les boîtes de Pétri qui se contaminent facilement.

OBSERVATIONS VITALES.

A part la morphologie externe du développement qui a été suivie sur le vivant, le système vacuolaire a été étudié par la méthode des colorations vitales. Le rouge neutre nous a paru le meilleur colorant et a été le plus employé. Par contre, nous n'avons pas pu observer les cytosomes sur le vivant ; les colorations vitales par le vert Janus et le violet de Dahlia ne nous ont donné aucun résultat.

FIXATION.

Pour l'étude du nucléome, nous avons employé principalement le fixateur de Bouin dont voici la formule :

Acide picrique à saturation	15 parties
Formol commercial à 40 %.....	5 —
Acide acétique cristallisable	1 —

Ce liquide a l'avantage, en détruisant certaines formations cytoplasmiques, de rendre plus aisée l'observation des noyaux. En revanche, il produit souvent une contraction plus ou moins marquée des tissus, ce qui gêne parfois considérablement les observations, par exemple dans l'étude de l'origine et du mode de formation des feuilletts.

Nous avons aussi très souvent utilisé le liquide de Regaud de formule IV.

Bichromate de potasse à 3 %.....	4 parties
Formol commercial à 40 %.....	1 —

Ce fixateur nous a permis d'étudier les formations cytoplasmiques qu'il conserve fidèlement. En outre, il

nous a donné de très bons résultats dans l'étude du développement du carpophore, du fait qu'il ne provoque pas la moindre contraction des tissus.

A côté des deux fixateurs susmentionnés, nous avons parfois utilisé le liquide faible de Flemming, le mélange chromo-acétique, l'alcool absolu, etc., qui nous ont paru moins intéressants.

Les premiers stades de germination et les mycéliums cultivés en cellules Van Tieghem ont été fixés sur place. On laisse d'abord s'évaporer une grande partie du milieu liquide, puis on fait glisser doucement, à l'aide d'une pipette, quelques gouttes de fixateur sur la lamelle.

L'action du fixateur, sauf le liquide de Regaud, est presque instantanée. On laisse alors s'évaporer complètement le liquide. Les objets adhèrent suffisamment au verre après évaporation de l'excès du fixateur. Il suffit de procéder ensuite au lavage à l'eau et à la coloration. Si la fixation se fait au Regaud, il faut plonger les lamelles portant les objets qui y adhèrent après action du fixateur, pendant trois jours dans le même liquide. La postchromisation dans le bichromate de potasse en solution aqueuse à 3 %, doit durer au moins huit jours. On renouvelle le liquide quand il commence à se troubler.

Pour fixer les filaments mycéliens des cultures en boîtes, on en enlève de petits fragments, on les étale et dissocie sur lame porte-objet et on procède comme pour les cultures en cellules Van Tieghem. Nous avons parfois déposé, au préalable, un léger enduit d'albumine sur le verre pour assurer l'adhérence des filaments.

Les fragments de carpophore ont été fixés comme d'habitude. Nous avons opéré, le plus souvent, de façon à obtenir une pénétration aussi rapide que possible. Pour le liquide de Bouin, qui doit agir ordinairement pendant 24-48 heures, nous avons pu accélérer considérablement l'action du fixateur et réduire la durée à un laps de temps variant d'un quart d'heure à une heure au maximum,

en opérant dans un vide relatif à l'aide d'une trompe à eau. La fixation au Regaud a toujours été exécutée classiquement par 4-8 jours de séjour dans le fixateur et 15-30 jours dans le liquide de postchromisation selon les échantillons.

LAVAGE.

Après les fixations, le lavage a été exécuté dans les boîtes à rainures où l'eau était renouvelée de temps à autre. Les objets destinés à l'inclusion à la paraffine ont toujours été lavés à l'eau courante à l'aide de tubes perforés. La durée était de 24 heures en général. Un lavage de 4 à 5 minutes était cependant suffisant pour les objets fixés au Bouin sur lames.

DÉSHYDRATATION ET INCLUSION.

Le temps de passage dans la série des alcools était, en général, de 4 à 5 heures et la déshydratation proprement dite, comprenant 3 ou 4 bains d'alcool absolu, d'une durée totale de 2 à 4 heures. Nous avons employé, comme milieu intermédiaire, tantôt le xylol, tantôt la benzine. Le séjour dans le bain de paraffine à 55°-57°, renouvelé 3 ou 4 fois, était de 6 heures au minimum mais pouvait être prolongé sans inconvénient.

COLORATION.

Notre colorant de choix a été l'hématoxyline ferrique de Heidenhain dont voici la formule :

Hématoxyline	1 gr.
Alcool à 95 %	10 cmc.
Glycérine	10 —
Eau distillée	80 —

Les préparations étaient d'abord mordancées dans l'alun de fer ammoniacal à 4 % pendant 12-24 heures et

portées, après court lavage, dans l'hématoxyline où elles restaient 24-48 heures.

Après la coloration à l'hématoxyline, nous avons parfois employé un colorant complémentaire tel que vert lumière, fuchsine acide, rouge congo ou éosine.

La triple coloration de Flemming ne nous a pas donné de résultats satisfaisants.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDES DU DÉVELOPPEMENT

CHAPITRE PREMIER.

Germination des spores.

Les résultats des recherches de COOL [16] nous apprennent que les spores de la plupart des Hyménomycètes se refusent à toute germination sur des milieux artificiels. Toutefois, les *Coprins* se rangent parmi les espèces dont les spores arrivent plus facilement à germer dans ces conditions.

Nous avons fait desensemencements d'une dizaine d'espèces dont huit nous ont donné des germinations ; ce sont les *Coprinus tomentosus*, *Hendersonii*, *lagopus*, *micaceus*, *domesticus*, *atramentarius*, *picaceus* et *comatus*. Les spores des *Coprinus plicatilis* et *insignis* n'ont pas germé.

La germination est plus ou moins facile selon les espèces. Etudions d'abord le *C. tomentosus*. Ensemencées dans un liquide nutritif, en goutte pendante, dans les cellules Van Tieghem, les spores d'une récente récolte commencent à germer au bout de six heures. En examinant au microscope à un fort grossissement, on peut voir sortir du pore germinatif de la spore une masse de protoplasme dense et homogène, de forme plus ou moins arrondie, entourée

d'une membrane très fine. Ce bourgeon s'accroît rapidement et atteint, en quelques heures, 7 à 8 μ de diamètre (Fig. 16, A, B ; Pl. IX, Fig. 1). Il ne tarde pas à s'allonger en un filament large d'environ 4 μ , dont la base est généralement plus ou moins renflée (Fig. 16, C ; Pl. IX, Fig. 2 ; Pl. XIV, Fig. 2).

La germination de toutes les spores d'un même ensemble n'est pas simultanée. Si le plus grand nombre des spores germe très facilement et presque simultanément, d'autres, cependant, ne germent qu'après un séjour de 24 ou de 48 heures dans la goutte nutritive ; d'autres enfin n'entrent jamais en germination.

La proportion des germinations par rapport au nombre des sporesensemencées est plus élevée, pouvant atteindre 90 %, quand celles-ci proviennent d'une récente récolte. Elle devient de plus en plus faible avec le vieillissement de la récolte. Le pouvoir germinatif des spores semble disparaître complètement quinze mois après leur maturité.

Les spores de ce Coprin germent indifféremment dans les divers liquides nutritifs que nous avons employés. Elles germent également avec facilité et en abondance dans l'eau, mais les jeunes mycéliums ne peuvent s'y développer longtemps et meurent bientôt d'inanition.

Pour les autres espèces, la germination se fait à peu près de la même manière que nous venons de décrire. Dans la plupart des cas, la sphère germinative est moins volumineuse que celle de *C. tomentosus* et donne un tube à peine ou non renflé à la base (Pl. XVI, Fig. 1, 2 ; Pl. XVIII, Fig. 1). Généralement, comme nous l'avons dit plus haut, les spores germent plus facilement et plus abondamment quand elles sont d'une récolte récente, et leur pouvoir germinatif s'affaiblit avec le vieillissement. Nous avons cependant constaté que les spores de *C. domesticus* se montrent plus aptes à germer après avoir été conservées pendant deux ou trois mois. La proportion des germinations peut alors atteindre environ 80 % au maximum.

Avec les spores de *C. atramentarius*, la germination est très difficile et la proportion très faible. Les nombreux ensemencements réalisés dans les divers milieux liquides, malgré les innombrables spores semées, ne nous ont donné qu'une dizaine de germinations. Par contre, les spores de *C. lagopus* germent avec la plus grande facilité et la proportion des germinations d'une sporée fraîche dépasse souvent 90 %. Elles germent également dans tous les liquides nutritifs et aussi dans l'eau.

La proportion des germinations n'est que de 20 à 30 % pour les spores des *C. comatus* et *picaceus*, d'environ 50 % pour celles de *C. Hendersonii* et de 60 à 75 % pour celles de *C. micaceus*.

Les conditions sont plus favorables à la germination quand les spores sont ensemencées dans des boîtes de Pétri, sur milieu solide, puisque nous avons pu constater que pour chaque espèce, la proportion des germinations est, dans ce cas, sensiblement plus élevée que dans les cellules Van Tieghem.

CHAPITRE II.

Développement du mycélium.

Dans des conditions normales, le jeune mycélium s'accroît rapidement. Le tube germinatif s'allonge continuellement et des ramifications peuvent prendre naissance en n'importe quel point du filament, les directions de ces dernières sont quelconques. Si la croissance n'est

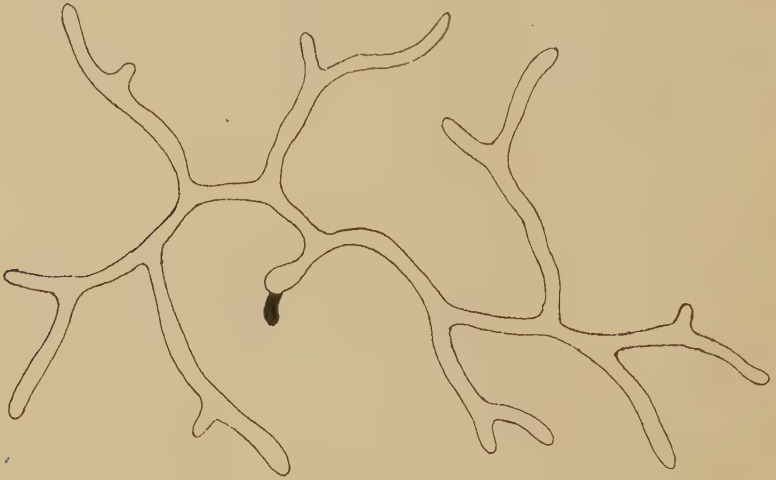


FIG. 1. — *Coprinus tomentosus*.
Jeune thalle d'un jour. Gr. : 500.

pas arrêtée par le desséchement de la goutte nutritive ou par un autre facteur nuisible quelconque, on obtient, après un ou deux jours, un mycélium diversement ramifié, en forme de rosette, avec la spore au centre (Fig. 1, 2).



FIG. 2. — *Coprinus Hendersonii*.
Jeune thalle de deux jours. Gr. : 500.

Deux ou trois jours plus tard, si rien n'a entravé le développement, les filaments continuent à s'allonger, se ramifier, se croiser et s'anastomoser, formant ainsi un réseau mycélien qui, observé macroscopiquement, se présente comme un voile blanchâtre dans la goutte pendante. A la périphérie du mycélium, les extrémités des filaments prennent une orientation centrifuge. Les hyphes peuvent sortir de la goutte nutritive et continuer à se développer à la surface de la lamelle.

A mesure que le mycélium envahit la surface de la lamelle et épuise la nourriture de la goutte pendante, sa croissance se ralentit, puis s'arrête complètement. Si l'on n'introduit pas de nouveau du liquide nutritif, le mycélium finit par mourir.

Dans les cas normaux, les cloisons ne se forment pas dans les filaments des très jeunes thalles qui restent plus ou moins longtemps à l'état de siphon continu (Fig. 1, 2). Les premières cloisons apparaissent, en général, dès le deuxième ou le troisième jour, quand le mycélium est déjà bien développé. Elles sont toujours loin des extrémités des filaments et souvent proches de la spore.

Dans des conditions peu favorables à la croissance, les filaments mycéliens se cloisonnent de bonne heure. Dans les cas extrêmes, quand les spores germent dans l'eau où les jeunes mycéliums sont privés de toute nourriture, les cloisons s'établissent même au stade du tube germinatif (Fig. 3). On trouve donc généralement plus de cloisons dans les filaments qui végètent mal, aussi les parties les plus âgées, les plus rapprochées de la spore sont-elles toujours les plus cloisonnées (Pl. IX, Fig. 10).

Tandis que les extrémités des filaments en pleine croissance présentent un protoplasme relativement dense, les cellules qui se trouvent en arrière se vacuolisent. Les cellules les plus voisines de la spore, souvent hypertrophiées, sont les plus vacuolisées et même, ultérieurement, complètement vides.

Dans les cultures sur milieu solide, les thalles se trouvent dans des conditions sensiblement meilleures, la nutrition et l'aération étant mieux assurées. Leur développement est beaucoup plus rapide et vigoureux. Les jeunes thalles apparaissent, quelques jours après l'ensemencement, en forme de petites pellicules plus ou moins arrondies, appliquées à la surface du milieu. Les filaments périphériques ont toujours une direction centrifuge et le mycélium s'accroît d'une façon à peu près régulièrement concentrique. Une grande partie des hyphes sont superficielles

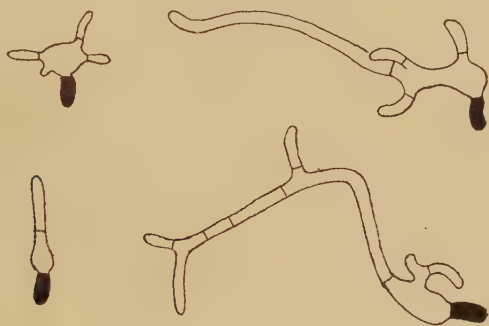


FIG. 3. — *Coprinus tomentosus*. Germinations dans l'eau montrant les cloisons et les oïdies formées de bonne heure. Cr. : 500.

et appliquées sur le milieu ; d'autres pénètrent et circulent dans le milieu même ; d'autres, enfin, se dressent verticalement hors du milieu de culture. On pourrait penser que ces trois catégories d'hyphes, bien que non différenciées morphologiquement, ont des fonctions différentes. Tandis que les hyphes superficielles, surtout les périphériques, se chargeraient de la fonction de l'extension du mycélium dans l'espace, les hyphes submergées serviraient d'organes absorbants ; quant aux aériennes, qui, dans beaucoup d'espèces, produisent des oïdies, leur rôle est, évidemment, de propager l'espèce.

Dans les cultures polyspores, les jeunes mycéliums

se développent d'abord indépendamment l'un de l'autre. Quand leurs filaments arrivent à s'intriquer, des anastomoses se produisent de place en place, aux points de contact. Finalement, tous les thalles monospores d'une même culture s'enchevêtrent intimement pour constituer un thalle composé.

CHAPITRE III.

Oïdies.

Dans les cultures, tant en cellules Van Tieghem qu'en boîtes de Pétri, il se produit sur les mycéliums primaires de la plupart de nos espèces, des oïdies en quantité plus ou moins considérable.

On peut distinguer, selon les espèces, trois modes différents de formation de ces éléments de multiplication asexuelle.

Le premier, le plus simple, se rencontre chez *C. micaceus*. Les oïdies de cette espèce proviennent d'une simple fragmentation des hyphes mycéliennes ordinaires sans différenciation apparente. Sur certains filaments, on trouve de petites ramifications, à croissance limitée, les unes courtes et simples, les autres plus ou moins développées et ramifiées. Elles sont susceptibles de se cloisonner en un nombre indéterminé de petits articles qui, bientôt, se dissocient par gélification des cloisons et constituent des oïdies (Fig. 4, A). Dans certains cas, ces formations s'établissent à l'extrémité des hyphes, et il arrive parfois aussi qu'un long filament se fragmente en un grand nombre d'oïdies. Ces spores asexuelles mesurent de 3 à 6 μ de long sur 1,5 μ de large. Les plus longues peuvent se diviser encore après leur mise en liberté.

Le deuxième mode est représenté chez *C. lagopus* (Fig. 16, G ; Pl. XVII, Fig. 6 ; Pl. XVIII, Fig. 2). Ici, les oïdies prennent naissance sur des organes particuliers

qu'on appelle oïdiophores. Ces organes se forment sur des cellules quelconques du mycélium, tant intercalaires que terminales, en forme de courts rameaux, à croissance limitée, latéraux pour la plupart, mais parfois terminaux. Il se produit sur ces oïdiophores de petits rameaux en baguettes qui, par cloisonnement et par dissociation des articles qui en résultent, se transforment en oïdies. Mais le nombre d'oïdies produites par chaque baguette est limité, souvent à deux ou trois. Ces éléments de propagation mesurent de $2,5$ à $5\ \mu$ de long sur $1,5\ \mu$ de large, et peuvent encore se multiplier par bipartition. Ce mode est intermédiaire par rapport au précédent et au suivant.

Enfin, le troisième mode se rencontre chez plusieurs de nos espèces : ce sont les *C. tomentosus* (Fig. 16, E ; Pl. X, Fig. 3, 4, 9, 10 ; Pl. XIV, Fig. 7), *Hendersonii*, (Fig. 4, D), *atramentarius* (Fig. 4, C) et *picaceus* (Fig. 4, B). Les oïdiophores se forment de la même manière que chez *C. lagopus*. A leur extrémité arrondie ou un peu élargie et sur leurs flancs, se développent de petites protubérances, plus ou moins nombreuses et disposées les unes à côté des autres. Ces bourgeons s'allongent et deviennent finalement de petits bâtonnets cylindriques, droits ou un peu recourbés, de taille variable selon les espèces. Une cloison basilaire sépare chacun d'eux du rameau porteur. Les bâtonnets ainsi formés ne se cloisonnent plus et chacun d'eux, mis en liberté par gélification de la cloison basilaire, constitue intégralement une oïdie. Ces oïdies ne se multiplient pas par bipartition. Elles sont plus grandes chez *C. tomentosus*, mesurant de 7 à $15\ \mu$ de long sur $1,5$ à $3\ \mu$ de large. Chez les *C. Hendersonii*, *atramentarius* et *picaceus*, leurs dimensions sont respectivement de 4 à $8\ \mu$ sur $1\ \mu$, de 5 à $12\ \mu$ sur $1,5\ \mu$, et de 5 à $10\ \mu$ sur $1\ \mu$.

La manière dont se constituent les oïdies et les dimensions de celles-ci paraissent constantes pour chaque espèce ; mais elles sont tout à fait indépendantes des affi-

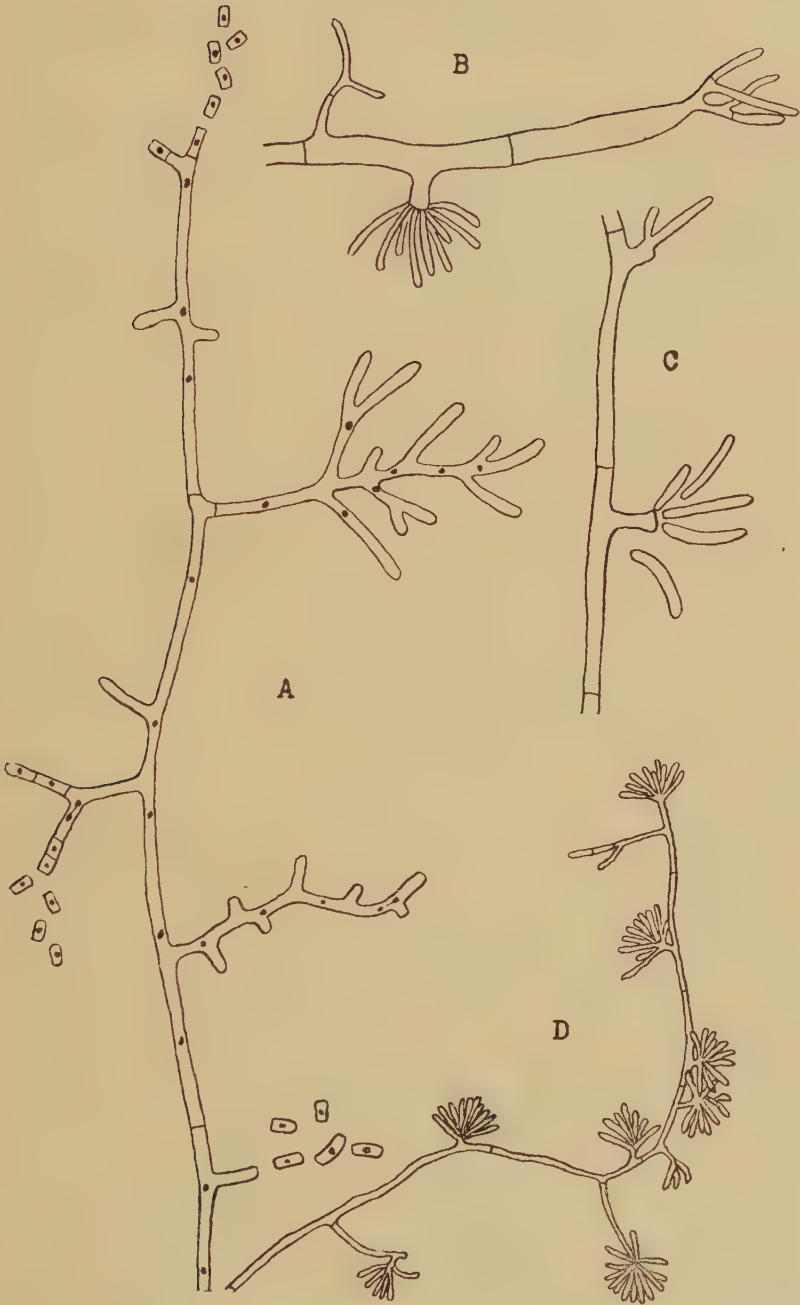


FIG. 4. — Oïdies. A, *Coprinus micaceus* ; B, *Coprinus picaceus* ; C, *Coprinus atramentarius* ; D, *Coprinus Hendersonii*. Gr. : 900.

nités, plus ou moins grandes, que peuvent présenter entre eux les divers Coprins.

Par ailleurs, on constate que ces différents processus de formation des oïdies offrent tous les termes de passage depuis la simple fragmentation des hyphes ordinaires, jusqu'à une organisation différenciée et définie. Le processus le plus primitif s'observe chez *C. micaceus* où les oïdies proviennent d'une simple fragmentation des hyphes ordinaires. Chez *C. lagopus*, il existe déjà des organes particuliers préposés à la formation des oïdies. Ce sont les oïdiophores. Mais ici encore, les bâtonnets qui naissent sur les oïdiophores conservent le caractère primitif de fragmentation d'où résultent les oïdies. Ce caractère disparaît dans le troisième mode où les oïdies sont portées directement sur les oïdiophores, l'ensemble constituant un appareil conidien bien défini.

Les oïdiophores sont souvent plus ou moins hypertrophiés. Après la mise en liberté des oïdies, il sont généralement très vacuolisés et portent des traces d'insertion à leur extrémité et sur leurs flancs.

On pense généralement que tout facteur ayant une action retardatrice sur la croissance du mycélium, favorise la formation des oïdies. En effet, on peut souvent provoquer leur formation en plaçant le mycélium dans des conditions peu favorables de croissance. Si l'on fait germer les spores de *C. tomentosus* dans l'eau, des oïdies se forment tout de suite sur les tubes germinatifs et même sur les bourgeons sphériques avant même qu'ils aient pu s'allonger (Fig. 3). Sur un mycélium bien développé, les oïdies se forment généralement sur les filaments âgés et sur ceux qui végètent mal. Mais on trouve assez souvent, dans les mêmes conditions, des mycéliums qui en produisent en petit nombre, et d'autres, en quantité considérable. Aussi, le nombre des oïdies portées par chaque oïdiophore varie-t-il largement. Certains oïdiophores n'en produisent qu'une ou deux, d'autres un nombre plus

élevé, lequel peut atteindre une trentaine chez *C. Hendersonii*.

Dans le cas où le mycélium se trouve dans des conditions défavorables de croissance, toutes les extrémités des filaments peuvent se transformer, selon les espèces, soit directement en oïdies, soit en oïdiophores se couronnant d'oïdies. La croissance du mycélium est ainsi complètement arrêtée. Elle peut reprendre grâce à des rameaux adventifs, si les conditions s'améliorent rapidement. Dans le cas contraire, la culture finit par mourir.

Dans les cultures en boîtes ou en flacons, sur milieu solide, les conditions du développement étant plus favorables qu'en cellules Van Tieghem, chaque espèce conserve cependant son caractère et son mode particulier de production des oïdies. Celles-ci prennent toujours naissance sur les hyphes aériennes qui, le plus souvent, se développent à partir de la région centrale du thalle et s'étendent concentriquement au fur et à mesure que ce dernier s'accroît. Les hyphes périphériques sont généralement appliquées à la surface du milieu, prennent une direction centrifuge, et ne produisent pas d'oïdies. Un certain nombre de cultures restent longtemps dépourvues d'hyphes aériennes et, par conséquent, sans oïdies avant que le mycélium ait atteint la marge du récipient. Le mycélium, dans son développement, peut s'étendre au delà du milieu et s'étaler sur la paroi marginale du verre ; à ce moment, des hyphes aériennes se dressent et produisent des oïdies.

Il est généralement difficile d'obtenir la germination des oïdies. Les insuccès répétés avaient amené les anciens auteurs, notamment VAN TIEGHEM [101], à les considérer comme des gamètes mâles destinés à féconder des gamètes femelles que ces mêmes auteurs croyaient représentés par des cellules hypertrophiées de filaments âgés. Ayant enfin réussi à les faire germer, le savant précité en tira cette conclusion que ces éléments ne sont pas des

spermaties, mais des spores essentiellement éphémères [102, 103].

En ce qui nous concerne, nous avons obtenu la germination des oïdies chez deux espèces seulement : *C. tomentosus* et *C. lagopus*. Dans les cultures en cellules Van Tieghem, les oïdies ne germent pas *in situ*, c'est-à-dire, dans les gouttes pendantes où elles se sont formées. Elles ne peuvent non plus germer dans l'eau. Pour obtenir leur développement, il est nécessaire de les ensemençer dans une nouvelle goutte de liquide nutritif. Cela est dû, évidemment, à ce que ces spores sont très pauvres en réserves et que leur germination ne peut être obtenue que dans un milieu riche. En outre, elles ne sont pas toujours capables de germer ; elles perdent très rapidement leur pouvoir germinatif, et seules celles qui viennent d'atteindre la maturité paraissent viables.

Ensemencées dans une nouvelle goutte nutritive, les oïdies nouvellement formées germent dans les 24 heures et presque simultanément. Elles se gonflent plus ou moins avant de germer. Après ce premier signe de germination, les oïdies, en s'allongeant, donnent un tube germinatif qui continue à pousser et à se ramifier dans des directions quelconques (Pl. X, Fig. 5-8). Il en résulte des mycéliums tout à fait semblables à ceux provenant de la germination des basidiospores. Les jeunes restent plus ou moins longtemps à l'état de siphons ; les cloisons s'établissent plus tard dans les filaments affaiblis. A leur tour, ces mycéliums produisent plus ou moins tôt des oïdies (Pl. X, Fig. 9, 10).

CHAPITRE IV.

Cultures primaires et secondaires.

On sait que les mycéliums fructifères des Basidiomycètes sont généralement constitués par des cellules à dicaryons, avec ou sans formation d'anses d'anastomose au niveau des cloisons. Ce sont, en somme, des mycéliums secondaires.

On connaît également le mécanisme de la division conjugée, grâce à laquelle les deux éléments du dicaryon représentent deux lignées distinctes et parallèles, et fournissent ultérieurement aux basides les noyaux-gamètes qui s'y fusionnent. Pour déterminer la parenté de ces derniers, il faut bien que l'on s'attache à rechercher l'origine du tronçon secondaire.

Depuis la découverte, par M^{lle} BENS AUDE [4, 5], de l'hétérothallisme chez les Basidiomycètes, une nouvelle route est ouverte aux chercheurs. M^{lle} BENS AUDE a constaté que deux mycéliums monospores de *Coprinus fime-tarius* cultivés isolément restent toujours à l'état primaire, mais que mis au contact l'un de l'autre, ils se développent tous deux en mycéliums secondaires susceptibles de fructifier.

Nombreuses sont les recherches provoquées par cette découverte, parmi lesquelles nous devons citer notamment celles de KNIEP [45-47], de VANDENDRIES [74-100], de BRUNSWIK [7-10], de Miss MOUNCE [62-63], de HANNA [36-37], de Miss NEWTON [64-65]. D'après les résultats

de ces travaux, on peut distinguer deux groupes de Basidiomycètes suivant l'origine du mycélium secondaire. Les espèces sont dites homothalliques, lorsque leur mycélium primaire isolé, provenant d'une seule spore, peut, après une durée plus ou moins longue, passer spontanément à l'état secondaire et, par conséquent, compléter le cycle évolutif ; elles sont dites hétérothalliques, lorsque leur mycélium monospore isolé reste indéfiniment à l'état primaire, ce mycélium ne pouvant devenir secondaire qu'au contact d'un autre thalle avec lequel il soit compatible.

Les espèces hétérothalliques peuvent encore être bipolaires ou tétrapolaires selon que leurs spores ou leurs thalles monospermes se répartissent en deux ou en quatre groupes. D'après l'hypothèse de KNIER [47], généralement admise, cette répartition dépend de la ségrégation, pendant la division réductionnelle, des facteurs logés dans les chromosomes du noyau diploïde de la baside. Dans les espèces bipolaires, le noyau diploïde possède une paire de facteurs allelomorphes pouvant être représentés par (Aa) dont la ségrégation donne deux sortes de noyaux haploïdes (A) et (a) , et ainsi deux sortes de spores. Théoriquement, seul un thalle provenant d'une spore possédant le facteur (A) peut s'unir à un thalle monospore porteur du facteur (a) pour que le dicaryon puisse avoir la formule $(A + a)$ et le noyau diploïde de la baside, la formule initiale (Aa) .

Dans les espèces tétrapolaires, il y a deux paires de facteurs déterminants, $(AaBb)$ par exemple, dans le noyau double. Quatre formules haploïdes peuvent résulter de la ségrégation : ce sont (AB) , (ab) , (Ab) , et (aB) ; d'où quatre catégories de spores et de thalles monospermes pouvant en provenir. Pour reconstituer la même formule $(AaBb)$ dans le noyau de fusion, seules les combinaisons entre thalles monospores ayant les formules $(AB) + (ab)$ et $(Ab) + (aB)$ sont possibles et peuvent produire le tronçon secondaire.

On voit donc que dans les confrontations deux à deux des thalles monospores, il y a, pour chacun d'eux, une chance de compatibilité sur deux confrontations pour les espèces bipolaires, et une seulement sur quatre pour les espèces tétrapolaires. C'est ainsi que BRUNSWIK [9] considère que les espèces bipolaires possèdent un facteur de stérilité tandis que les dernières en ont deux.

S'il est vrai que ces théories génétiques se trouvent souvent vérifiées au cours des nombreuses recherches expérimentales des auteurs, elles n'ont cependant rien d'absolu. Les dérogations sont très fréquentes. On ne connaît, en réalité, aucune espèce hétérothallique dont les thalles monospores se comportent d'une façon rigoureusement conforme à ces vues théoriques. En outre, il est rare qu'une espèce soit absolument hétérothallique ou homothallique. Dans les expériences faites sur une échelle étendue, on peut presque toujours rencontrer, parmi les cultures monospermes des espèces hétérothalliques, des individus, plus ou moins nombreux, qui passent spontanément à l'état secondaire. Citons quelques exemples des plus démonstratifs : Par confrontations de jeunes thalles monospores, Miss NEWTON [64] a trouvé d'abord que le *Coprinus Rostrupianus* est une espèce catégoriquement hétérothallique bipolaire. Mais à l'âge de six mois, 14 individus monospores sur 25, soit 56 %, deviennent brusquement d'eux-mêmes secondaires et peuvent fructifier. VANDENDRIES a enregistré 39 transformations spontanées en état secondaire, dans 56 thalles monospores, soit 70 %, chez *Coprinus radians* [80], et 40 sur 111, soit 37 %, chez *Coprinus micaceus* [84]. Dans les confrontations des thalles monospores, les changements d'allure tendent, d'une part, à étendre la compatibilité jusqu'à la fertilité générale, et d'autre part, vers la stérilité complète. Les théories de HARTMANN [39] concernant la bisexualité et la relativité sexuelle, n'expliquent pas entièrement ces phénomènes. Pour expliquer le cas parti-

culier du *Coprinus micaceus*, VANDENDRIES [88] a admis l'existence de gènes dominantes qui, indépendantes des facteurs kniepiens ou des réalisateurs de HARTMANN et échappant aux lois mendéliennes, se localiseraient dans le protoplasme. Ce sont ces gènes qui détermineraient la réaction dans les confrontations des thalles monospores appartenant à des souches étrangères d'une même espèce hétérothallique.

D'autre part, SASS [70] a montré que certains thalles monospermes des espèces homothalliques ont besoin d'une combinaison avec un autre thalle pour devenir secondaires et présentent ainsi une tendance hétérothallique. On voit donc dans quelles conditions complexes et variables le mycélium secondaire peut trouver son origine.

Nous allons examiner successivement le comportement des cultures de nos champignons.

Le mycélium fructifère de *Coprinus tomentosus*, que nous avons trouvé dans la nature, sur le bois pourri, à la base des carpophores, est à l'état secondaire et régulièrement bouclé. Plusieurs sporées ont été récoltées, et nous en avons réalisé 19 cultures monospores et une dizaine de polyspores, en boîtes de Pétri. Malgré une croissance vigoureuse, aucune d'entre elles ne présente de filaments bouclés, mais seulement des oïdies plus ou moins abondantes. Des repiquages ont été pratiqués à des intervalles de 4 à 6 semaines pour renouveler les cultures. Dix jours après le deuxième repiquage, il se produit, dans la plupart des nouvelles cultures d'origine monosperme ou polysperme, une poussée de fructifications. Cependant, toutes les cultures restent à l'état primaire ; les hyphes aériennes portant des oïdies se voient à l'œil nu tant elles sont abondantes : elles ont l'aspect d'une houppette recouvrant les cultures. Un examen cytologique confirme leur état primaire. La production de carpophores se poursuit dans les séries suivantes de cultures repiquées pendant plus de huit mois. Conservées au laboratoire pendant dix-

huit mois, ces cultures restent toujours à l'état primaire.

Etant trop nombreuses sur un milieu restreint, beaucoup de fructifications restent rudimentaires. Parmi celles qui achèvent leur développement complet, quelques rares individus se montrent partiellement ou complètement stériles. Leurs feuillets restent blanchâtres et ne produisent que très peu ou pas de spores.

Les cultures de la deuxième génération, et celles d'une nouvelle souche que nous avons rencontrée plus tard, ainsi que les cultures mixtes des deux souches, confirment les résultats précédents en ne produisant aucun filament secondaire.

Nous faisons les mêmes constatations pour les cultures de *Coprinus Hendersonii*. Seulement, nous ignorons l'état du mycélium fructifère dans la nature. Toutes nos cultures de cette espèce, tant monospores que polyspores, une quarantaine au total, restent à l'état primaire pendant huit mois avant d'être abandonnées. De temps à autre, elles produisent des fructifications tout à fait normales. Quelques exemplaires étaient partiellement stériles. Mais il n'y a jamais apparition de mycélium secondaire. Ces observations ont été contrôlées par des examens cytologiques.

Pour *Coprinus atramentarius*, à cause de la difficulté de la germination, nous n'avons obtenu que six cultures monospores et une dizaine de polyspores. Leur développement est vigoureux. Repiquées et conservées pendant dix mois, elles restent toujours à l'état primaire produisant des oïdies. Dans deux cultures prélevées en boîtes de Roux, il se produit, à un moment donné, sur la partie marginale du milieu et même sur le verre tapissé d'un fin réseau mycélien, de petits groupes de carpophores primordiaux qui restent à l'état rudimentaire sans donner de suite.

Le *Coprinus domesticus* peut donner lieu à quelque discussion sur son identité. D'après BULLER [11, vol. III],

ce Coprin est identique au *C. radians*. Sous ce dernier nom, VANDENDRIES [79] et BRUNSWIK [19], indépendamment l'un de l'autre, ont trouvé que ce Coprin est hétérothallique bipolaire. Cependant, les observations des deux auteurs montrent une divergence intéressante concernant la morphologie du mycélium secondaire. Alors que VANDENDRIES utilisait la présence de boucles comme le seul critérium positif de l'état secondaire du mycélium, pour cette espèce comme pour les autres, ces organes n'ont pas été observés par BRUNSWIK dans ses cultures de la même espèce dont l'état secondaire ne se révèle que par l'examen cytologique.

Les exemplaires que nous avons récoltés sur le sol, dans un jardin et dans les herbes en bordure d'un petit chemin voisin, représentent certainement le même champignon que celui photographié par BULLER [*loc. cit.*, p. 43] sous le nom de *Coprinus domesticus*. Leurs caractères répondent parfaitement aux descriptions de RICKEN [69], de LANGE [52] et de REA [68]. D'ailleurs, tous ces systématiciens considèrent les *C. domesticus* et *radians* comme deux espèces distinctes et les rangent même dans deux groupes différents.

Si l'on admet avec VANDENDRIES [80] que la présence d'anses d'anastomose sur le mycélium secondaire constitue un caractère constant d'une espèce déterminée, notre champignon s'éloigne du sien et se rapproche de celui de BRUNSWIK. Il convient alors de maintenir comme espèces distinctes les deux Coprins en question (1).

Avec les spores de notre champignon, nous avons fait une dizaine de cultures monospores et autant de polyspores. Examinées à plusieurs reprises, elles ne présentent aucune boucle. Conservées pendant environ huit mois, elles restent sans oïdie, sans anse, sans fructification.

1. M. R. Kühner (notes inédites) a remarqué que le mycélium sauvage du *C. domesticus* est dépourvu de boucles ; il n'a pas non plus trouvé de boucles aux hyphes mycéliennes d'un *C. micaceus* typique par ses spores.

L'examen cytologique nous a montré ultérieurement que toutes les cultures polyspores et quatre cultures monospores sont à l'état secondaire. Les résultats des confrontations deux à deux des six autres cultures monospores restées à l'état primaire, confirment la bipolarité de l'espèce.

Le *Coprinus picaceus* est une espèce tétrapolaire, suivant BRUNSWIK [9]. Nous en avons réalisé cinq cultures polyspores et 39 monospores. Des hyphes bouclées apparaissent rapidement dans toutes les cultures polyspores. Parmi les cultures monospermes, six, d'abord primaires, deviennent spontanément secondaires, portant des anses, en huit jours. Deux cultures primaires passent à l'état secondaire après le premier repiquage, au bout d'un mois, et deux autres après la deuxième transplantation, à la fin de huit semaines. Toutes les autres restent à l'état primaire. Nous avons ainsi un ensemble de 10 thalles monospermes sur 39, soit à peu près 25 %, qui se montrent homothalliques.

Après nous être assuré du caractère constant de la présence des anses sur le mycélium secondaire de cette espèce, nous avons choisi dix thalles parmi ceux qui restent primaires et procédé aux confrontations entre eux. Les résultats confirment la tétrapolarité de l'espèce établie par BRUNSWIK.

Dans le Tableau I, les dix thalles sont numérotés de 1 à 10 et groupés suivant la similitude de leur comportement. Dans chaque croisement, le signe (+) indique l'apparition du mycélium secondaire et le signe (—) son absence. Admettons que le noyau diploïde de la baside possède la formule ($AaBb$), les quatre sortes de noyaux haploïdes sont de constitution (AB), (ab), (Ab) et (aB). Dans le Tableau I, on voit bien que huit thalles se répartissent régulièrement dans les quatre groupes. Deux thalles se comportent autrement.

Le thalle 7, selon sa conduite envers le groupe des

thalles 3, 4, 10, de constitution (Ab) , appartient évidemment au même groupe que le thalle 2, ayant la formule (aB) . Mais il diffère de ce dernier par sa réaction positive avec les thalles 5 et 8. Ceux-ci étant normalement compatibles entre eux, le comportement du thalle 7 envers eux présente le phénomène d'hermaphrodisme. La réaction positive dans les croisements 7×5 et 7×8 et la réaction négative dans 2×5 , 2×8 , 7×9 et 7×1

	(AB)		(ab)		(Ab)			(aB)			
	5	9	1	8	3	4	10	2	7	6	
(AB)	{	5	—	—	+	+	—	—	—	+	+
		9	—	—	+	+	—	—	—	—	—
(ab)	{	1	+	+	—	—	—	—	—	+	+
		8	+	+	—	—	—	—	—	+	+
(Ab)	{	3	—	—	—	—	—	—	+	+	+
		4	—	—	—	—	—	—	+	+	+
		10	—	—	—	—	—	—	+	+	+
(aB)	{	2	—	—	—	—	+	+	+	—	—
		7	+	—	—	+	+	+	—	—	—
		6	+	+	+	+	+	+	+	+	—

TABLEAU I. — Résultats des confrontations de dix thalles monospores de *Coprinus picaceus*.

montrent qu'il y a une différence d'aptitude entre les thalles 2 et 7 en premier lieu, entre 5 et 9 en deuxième lieu, et entre 1 et 8 en troisième lieu. Suivant les théories de HARTMANN [39], la différence d'aptitude entre les thalles d'un même groupe serait due à une différence de valence des facteurs réalisateurs. On peut donc supposer que la réaction positive dans 7×5 et 7×8 est rendue possible par l'existence d'une différence suffisamment grande entre les valences du facteur (B) des thalles 7 et 5 d'une part, et entre celles du (a) des thalles 7 et 8 d'autre part.

Quant au thalle 6, il réagit positivement avec tous les

autres thalles primaires. Ce fait tend à montrer que ses facteurs diffèrent profondément de ceux des autres, comme s'il appartenait à une souche étrangère.

L'absence de fructification ne permet pas d'analyser les facteurs de la deuxième génération.

Dans les cultures secondaires âgées de ce Coprin, il se forme des rhizomorphes plus ou moins développés. Un petit nombre de carpophores rudimentaires se rencontrent dans quelques cultures secondaires.

Le *Coprinus micaceus* est également reconnu comme tétrapolaire. Les vastes recherches expérimentales de VANDENDRIES [83-86, 88, 100] révèlent, dans cette espèce, les phénomènes les plus complexes concernant l'hétérothallisme. Nous nous contentons ici de noter simplement l'instabilité de la forme du mycélium observée dans nos cultures de ce Coprin.

Remarquons tout d'abord, que pour cette espèce, la présence de boucles constitue un caractère sûr de l'état secondaire du mycélium. Dans les cultures polyspores, les mycéliums sont bouclés dès la prime jeunesse. Dans les cultures monospores, nombreux sont les thalles qui passent spontanément de l'état primaire à l'état secondaire. La proportion s'élève à 14 sur 52, soit environ 27 %.

La transformation a lieu tantôt dans les cultures initiales, tantôt dans celles de leurs prélèvements. Elle peut être rapide ou lente, complète ou partielle. Ainsi, dans certains cas, elle survient souvent presque simultanément sur toute l'étendue ou sur une grande partie du thalle. Des hyphes bouclées se développent à la périphérie avec vigueur et abondance. D'autres fois, il se produit, à la périphérie du thalle, une ou plusieurs touffes plus ou moins denses de filaments secondaires formant des îlots isolés. Une transformation incomplète a pour conséquence la présence, dans une même culture, des deux sortes de mycéliums qui peuvent se développer indépendamment l'un de l'autre ou bien s'entremêler, ou encore croître

de telle sorte que, l'un cédant sa place à l'autre, ce dernier finit par occuper tout le milieu de culture.

L'apparition des premières boucles sur le mycélium primaire a généralement lieu dans les longues cellules terminales des filaments jeunes ou à la base de jeunes rameaux latéraux. Une fois établi, le régime secondaire poursuit son développement normal et chaque cloisonnement est régulièrement accompagné de la formation d'une anse d'anastomose, à moins que ne survienne un retour à l'état primaire.

Le retour de l'état secondaire à l'état primaire s'observe assez fréquemment dans nos cultures de *Coprinus mica-ceus*, qu'elles soient d'origine polyspore ou qu'elles proviennent d'une transformation de thalles monospores. La transformation dans ce sens, comme dans l'autre, peut également être rapide ou lente, complète ou partielle.

Dans la partie jeune du mycélium secondaire, les hyphes primaires peuvent prendre naissance comme des rameaux latéraux au voisinage des cloisons bouclées ou même sur les boucles. Ces rameaux se développent sans se cloisonner régulièrement et sans former de boucle. Rarement la transformation s'effectue à l'extrémité des filaments principaux. Sur les hyphes âgées, où les articles primitivement séparés par des cloisons normales bouclées sont subdivisés par des cloisons tardives sans boucles, les rameaux qui y prennent naissance sont généralement à l'état primaire, et leur développement adventif contribue également à la transformation du mycélium. Dans quelques cultures, il existe un véritable balancement dans le développement des deux sortes de mycéliums.

Quelques cultures secondaires produisent un petit nombre de boutons rudimentaires de carpophores.

Le retour de l'état secondaire à l'état primaire a été observé également dans les vieilles cultures de *Coprinus comatus*, les jeunes cultures polyspores sont toujours à l'état secondaire et développent souvent des rhizo-

morphes. C'est une espèce bipolaire, selon BRUNSVIK [9].

Le *Coprinus lagopus* a été le plus étudié au point de vue de l'hétérothallisme, principalement par l'école de BULLER. Cet auteur [11, vol. IV] a d'ailleurs identifié ce Coprin avec le *C. fimetarius* de M^{lle} BENSAUDE, de KNIEP, de BRUNSWIK, d'OORT, qui en ont tous étudié l'hétérothallisme. C'est donc sur ce même champignon que M^{lle} BENSAUDE a fait sa découverte de l'hétérothallisme chez les Basidiomycètes.

Suivant les données des recherches des auteurs, ce Coprin tétrapolaire paraît être un très bon matériel pour l'étude génétique de l'hétérothallisme, car le comportement des thalles monospores, dans les confrontations expérimentales, se montre fort régulier et les cultures artificielles produisent rapidement des fructifications, ce qui permet d'analyser les thalles des générations successives.

BULLER a, en effet, poussé loin les recherches expérimentales [11, vol. IV]. Après avoir confirmé l'existence de quatre sortes de thalles monospores, dont les facteurs constitutants peuvent être représentés par (AB) , (ab) , (Ab) et (aB) , et de deux sortes de thalles secondaires résultant des deux combinaisons légitimes possibles $(AB) + (ab)$ et $(Ab) + (aB)$, cet auteur a montré qu'il est toujours possible de substituer un thalle secondaire à un thalle primaire en opérant ainsi : Les thalles (AB) et (ab) réunis peuvent passer tous deux à l'état secondaire, (AB) ou (ab) peut se transformer également en état secondaire en présence du thalle secondaire $(AB + ab)$. Ceci est encore vrai pour (Ab) ou (aB) devant le thalle secondaire $(Ab + aB)$. Les résultats d'une analyse expérimentale montrent que le nouveau thalle secondaire reproduit, dans la génération suivante, les mêmes quatre groupes de spores. BULLER [*loc. cit.*] a donné de ces faits l'explication suivante. Les deux noyaux du dicaryon sont étroitement liés entre eux et se multiplient par divisions conjuguées, mais chacun conserve cependant son indépendance ;

dans une confrontation telle que $(AB) \times (AB + ab)$ par exemple, l'un des deux noyaux du dicaryon, ayant la formule (ab) et, dans ce cas, compatible avec le thalle (AB) mis en sa présence, peut agir indépendamment de son partenaire comme s'il appartenait à un thalle primaire. Ainsi, il peut se diviser tout seul pour fournir au thalle (AB) les éléments nécessaires à la formation des dicaryons du nouveau thalle secondaire.

Pourtant, dans une autre série de confrontations entre thalles primaires et thalles secondaires théoriquement incompatibles, telles que : $(AB) \times (Ab + aB)$, $(ab) \times (Ab + aB)$, $(Ab) \times (AB + ab)$, et $(aB) \times (AB + ab)$, BULLER a obtenu des résultats inattendus auxquels l'explication précédente ne paraît pas pouvoir être appliquée. C'est que dans tous les quatre cas, le thalle primaire passe à l'état secondaire plus ou moins lentement et irrégulièrement. Or, l'analyse d'une sporée obtenue d'un de ces nouveaux thalles secondaires montre précisément l'existence des mêmes quatre catégories de spores. Ne voyant aucune explication plausible du phénomène, l'auteur a eu un doute sur les résultats de cette analyse. Il y a donc intérêt à reprendre cette étude expérimentale.

Notre champignon pousse sur le crottin de cheval et répond parfaitement à la description détaillée de BULLER [11, vol. III]. Quinze cultures monospores ont été réalisées, dont huit ont été choisies pour la première série de confrontations. Ce sont les thalles 2, 3, 4, 5, 6, 7, 11 et 12. Les résultats sont enregistrés dans le Tableau II où les thalles sont groupés suivant la similitude de leur comportement. Nous donnons arbitrairement la formule (AB) aux thalles 2, 5 et 7, (ab) au thalle 6, (Ab) aux thalles 4, 11 et 12, et (aB) au thalle 3. Le signe (+) indique une réaction positive, c'est-à-dire la transformation de l'état primaire en l'état secondaire. La tétrapolarité est ici typique.

Pour l'exécution des confrontations entre mycéliums

secondaires et mycéliums primaires, nous avons utilisé les mêmes huit thalles primaires et les six thalles secondaires résultant de leurs confrontations. S^1 , S^2 , et S^3 représentent

		(AB)			(ab)	(Ab)			(aB)
		2	5	7	6	4	11	12	3
(AB)	$\left\{ \begin{array}{l} 2 \\ 5 \\ 7 \end{array} \right.$	—	—	—	+	—	—	—	—
		—	—	—	+	—	—	—	—
		—	—	—	+	—	—	—	—
(ab)	6	+	+	+	—	—	—	—	—
(Ab)	$\left\{ \begin{array}{l} 4 \\ 11 \\ 12 \end{array} \right.$	—	—	—	—	—	—	—	+
		—	—	—	—	—	—	—	+
		—	—	—	—	—	—	—	—
(aB)	3	—	—	—	—	+	+	+	—

TABLEAU II. — Résultats des confrontations de huit thalles monospores de *Coprinus lagopus*.

respectivement les thalles secondaires provenant des confrontations 2×6 , 5×6 , et 7×6 , ayant la constitution $(AB + ab)$, et s^1 , s^2 , et s^3 , ceux d'origine 4×3 , 11×3 , et 12×3 , ayant la formule $(Ab + aB)$.

Le Tableau III montre qu'il y a réaction positive, autrement dit, transformation du thalle primaire en thalle secondaire, dans toutes les confrontations, sauf une, celle de $S^1 \times 11$.

Les résultats positifs des confrontations de nature $(AB) \times (AB + ab)$, $(ab) \times (AB + ab)$, $(Ab) \times (Ab + aB)$ et $(aB) \times (Ab + aB)$, dans les sections supérieure-gauche et inférieure-droite du Tableau III sont prévus par l'hypothèse de BULLER et la transformation du thalle primaire en thalle secondaire se fait, dans tous les cas, normalement. Dans les confrontations de formules $(AB) \times (Ab + aB)$, $(ab) \times (Ab + aB)$, $(Ab) \times (AB + ab)$ et $(aB) \times (AB + ab)$, dont les résultats sont encadrés dans les sections supérieure-droite et inférieure-gauche du même Tableau, la transformation de l'état primaire en l'état secondaire,

quand elle a lieu, est lente, irrégulière, et, le plus souvent, incomplète. La coexistence des deux signes superposés dans une même case, indique une transformation partielle qui a pour conséquence la présence des deux sortes de mycéliums dans une même culture. Le signe (—) représente la forme primaire et le signe (+) la forme secondaire. Le signe supérieur signifie que la forme correspondante prédomine dans la culture.

		(AB + ab)			(Ab + aB)		
		S ¹	S ²	S ³	s ¹	s ²	s ³
(AB)	2	+	+	+	+	+	+
	5	+	+	+	+	±	+
	7	+	+	+	±	+	±
(ab)	6	+	+	+	+	+	+
(Ab)	4	+	±	±	+	+	+
	11	—	+	+	+	+	+
	12	±	±	±	+	+	+
(aB)	3	+	+	±	+	+	+

TABLEAU III. — Résultats des confrontations entre thalles primaires et thalles secondaires de *Coprinus lagopus*.

Ces résultats sont semblables à ceux de BULLER. Une analyse des thalles monospermes de la génération suivante est toujours nécessaire pour connaître leurs facteurs et cela pour savoir s'il s'agit de « Durchbrechungskopulationen » démontrées par OORT [66] chez *Coprinus fimetarius* (*C. lagopus* sec. BULLER) ou d'une autre cause.

Dans ce but, nous avons récolté une première sporée d'un carpophore du thalle 5 devenu secondaire en présence du thalle s² ; une deuxième sporée d'un carpophore du thalle 6 devenu secondaire en présence du thalle s¹ ; une troisième sporée d'un carpophore du thalle 12 devenu secondaire en présence du thalle S¹ ; une quatrième sporée d'un carpophore du thalle 3 devenu secondaire en présence du thalle S³ ; nous avons réalisé, pour chacune de ces quatre

sporées, une dizaine de cultures monospores. Ces quarante thalles ont été confrontés avec quatre thalles primaires originaux à titre d'attestation. Les résultats

Thalles d'attestation	1 ^{re} sporée									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2 (AB)	+	+	—	—	+	—	—	—	—	+
6 (ab)	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
4 (Ab)	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
3 (aB)	—	—	—	+	—	—	—	+	+	—
Facteurs déterminés.	(ab)	(ab)	(aB)	(Ab)	(ab)	(aB)	(AB)	(Ab)	(Ab)	(ab)
Thalles d'attestation	2 ^e sporée									
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
2 (AB)	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—
6 (ab)	+	—	—	+	—	+	—	—	—	—
4 (Ab)	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—
3 (aB)	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+
Facteurs déterminés.	(AB)	(aB)	(ab)	(AB)	(Ab)	(AB)	(ab)	(Ab)	(aB)	(Ab)
Thalles d'attestation	3 ^e sporée									
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
2 (AB)	+	—	—	—	—	—	+	—	+	—
6 (ab)	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—
4 (Ab)	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—
3 (aB)	—	+	—	+	—	—	+	—	—	+
Facteurs déterminés.	(ab)	(Ab)	(aB)	(Ab)	(AB)	(aB)	(A'B')	(AB)	(ab)	(Ab)
Thalles d'attestation	4 ^e sporée									
	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
2 (AB)	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—
6 (ab)	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
4 (Ab)	+	—	—	—	—	—	+	—	—	+
3 (aB)	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—
Facteurs déterminés.	(aB)	(AB)	(AB)	(ab)	(Ab)	(Ab)	(aB)	(ab)	(Ab)	(aB)

TABLEAU IV. — Analyse des thalles monospores de la deuxième génération par confrontations avec 4 thalles d'attestation.

sont inscrits dans le Tableau IV; ils montrent que les quarante thalles se répartissent encore dans les mêmes quatre groupes que leurs ancêtres. Un seul individu fait exception et réagit positivement avec tous les quatre

thalles d'attestation. C'est le thalle 27 de la troisième sporée. Nous nous en occuperons plus loin.

Nos résultats confirment donc ceux de BULLER, concernant la transformation d'un thalle primaire monospore en l'état secondaire en présence d'un thalle secondaire théoriquement incompatible. Essayons maintenant d'en donner une explication. Prenons, par exemple, la confrontation entre un thalle primaire (AB) et un thalle secondaire $(Ab + aB)$. Le thalle (AB) devient secondaire et produit, dans la génération suivante, les mêmes quatre groupes de thalles monospores que leurs ancêtres. Donc, la formule du noyau diploïde est bien $(AaBb)$. On sait qu'il y a deux combinaisons possibles $(AB + ab)$ et $(Ab + aB)$, pour obtenir la même formule diploïde. Envisageons leurs possibilités l'une après l'autre.

Dans cet exemple, on voit que le thalle primaire est de constitution (AB) . Il lui faut des éléments (ab) . Mais le thalle secondaire est de constitution $(Ab + aB)$. Ni l'un ni l'autre de ses constituants ne peuvent répondre au besoin du thalle (AB) comme le montrent les confrontations $(AB) \times (Ab)$ et $(AB) \times (aB)$. Le hasard d'une mutation de l'un ou de l'autre élément en (ab) ne saurait être tenu pour responsable d'un phénomène aussi général. D'ailleurs, si cela pouvait arriver, il aurait dû se réaliser dans les confrontations $(AB) \times (Ab)$ et $(AB) \times (aB)$, et tous les croisements seraient fertiles. Il n'y a plus lieu de songer à la production de l'élément (ab) par union et séparation du dicaryon dans cette manière : $(Ab + aB) \rightarrow (AaBb) \rightarrow (AB + ab)$, car ce procédé implique le véritable acte sexuel qui ne doit avoir lieu que dans la baside.

N'oublions pas, cependant, que dans toutes les confrontations de ce genre, la transformation du thalle primaire en l'état secondaire, quand elle intervient, s'effectue lentement et irrégulièrement. Dans l'exemple que nous avons pris, s'il y avait vraiment apparition de l'élément (ab) , la

transformation du thalle (AB) en l'état secondaire aurait dû être normale, rapide et complète, comme dans les confrontations $(AB) \times (ab)$ et $(AB) \times (AB + ab)$. Or, ce n'est pas le cas.

Envisageons maintenant la deuxième combinaison : $(Ab + aB)$. On voit tout de suite que cette combinaison est précisément celle du thalle secondaire dans l'exemple pris. Il est très vraisemblable que, grâce aux anastomoses entre les deux thalles, un ou plusieurs dicaryons du thalle secondaire passent dans les filaments primaires et s'y propagent par divisions conjuguées. On peut supposer alors que devant les progrès vigoureux des dicaryons, les noyaux du thalle primaire reculent ou dégèrent. Les nouveaux rameaux qui prennent naissance sur ces filaments envahis par les dicaryons, seront naturellement à l'état secondaire. Par de nouvelles anastomoses et de nouvelles ramifications, le tronçon secondaire pourra gagner peu à peu du terrain et continuer à s'étendre aux dépens du thalle primaire.

Dans les combinaisons légitimes, le passage des noyaux d'un thalle dans l'autre, répond au besoin naturel de réaliser le tronçon secondaire dont le développement est, par conséquent, normal, rapide et complet. Dans une confrontation illégitime entre un thalle primaire et un thalle secondaire, le passage des dicaryons dans les filaments primaires est une invasion, et l'apparition de filaments secondaires sur le thalle primaire est plutôt un simple greffage. L'entrée des dicaryons dans le thalle primaire n'étant pas désirée par ce dernier, celui-ci peut naturellement offrir une résistance plus ou moins forte. Cela explique, très probablement, la lassitude et l'irrégularité de la transformation. La résistance que le thalle primaire oppose au thalle secondaire incompatible varie d'une confrontation à l'autre, si bien qu'il y a tous les degrés de transformation depuis l'absence jusqu'à la transformation complète. Ainsi, dans les sections supérieure-droite et inférieure-gauche du Tableau III, quelques thalles sont

complètement transformés en l'état secondaire dans certaines confrontations alors que le thalle 11 reste intact devant le thalle secondaire S¹.

Examinons maintenant, le thalle primaire 27 de la troisième sporée dont la conduite, dans les confrontations avec les thalles d'attestation, semble montrer une mutation. Nous avons procédé à une analyse expérimentale dont les résultats indiquent nettement l'existence, dans ce thalle, d'une nouvelle équipe de facteurs que l'on peut représenter par (A'B').

Thalles d'attestation	Thalles de la souche 2 × 27, (AB) × (A'B')									
	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
5 (AB) ..	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—
6 (ab) ..	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
11 (Ab) ..	—	—	+	—	+	—	+	—	+	—
3 (aB) ..	+	—	—	+	+	—	+	+	—	+
Facteurs dé- terminés ..	(AB')	(AB)	(A'B)	(AB')	(A'B')	(AB)	(A'B')	(AB')	(A'B)	(AB')

Thalles d'attestation	Thalles de la souche 6 × 27, (ab) × (A'B')									
	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
5 (AB) ..	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
6 (ab) ..	+	—	+	—	—	+	—	—	+	—
11 (Ab) ..	+	—	+	—	—	+	+	—	+	+
3 (aB) ..	+	+	+	—	—	+	—	+	+	—
Facteurs dé- terminés ..	(A'B')	(A'b)	(A'B')	(ab)	(ab)	(A'B')	(aB')	(A'b)	(A'B')	(aB')

TABLEAU V. — Analyse de deux sporées provenant des cultures secondaires 2 × 27 et 6 × 27 par confrontations avec 4 thalles d'attestation.

Une sporée de la culture secondaire 2 × 27 et une autre de la culture secondaire 6 × 27 ont été récoltées et une dizaine de thalles monospermes ont été obtenus pour chacune d'elles. Les résultats de leurs confrontations avec les quatre thalles d'attestation, 5, 6, 11 et 3, de l'équipe initiale, sont enregistrés dans le Tableau V. Ils obéissent intégralement aux lois de l'hérédité.

Pendant que nous nous occupions des analyses précédentes, une transformation spontanée s'est produite dans une culture prélevée sur thalle monospore 8 de la sporée initiale. La culture-mère, où le prélèvement a été fait, est encore à l'état primaire ; trois nouveaux fragments sont alors prélevés et ils reproduisent tous un mycélium primaire. Le thalle initial et les trois nouveaux, 8¹, 8², 8³, confrontés avec quatre thalles de témoin, se révèlent tous de formule (*ab*). Afin de savoir si cette transformation est due à une simple contamination par des oïdies provenant d'un thalle compatible où à une mutation des facteurs, nous avons procédé à une analyse des thalles monospores de la deuxième génération du nouveau thalle secondaire.

Un cas semblable a été signalé par HANNA [36] chez la même espèce. Mais l'auteur l'a mal expliqué. Dans son Tableau XV, à part F₁ et F₃ qui font exception, il y a bien quatre groupes régulièrement distincts, G₂ et G₃ appartenant précisément aux deux groupes opposés. En l'absence de confrontation avec quelques thalles, à titre d'attestation, les facteurs de ces nouveaux thalles demeurent inconnus. Il est donc impossible d'interpréter la cause de la transformation de son thalle 53, et la conduite particulière de F₁ et F₃ en pourrait très bien être indépendante comme c'est le cas pour notre thalle 27 de la troisième sporée que nous venons d'étudier.

Nous avons réalisé 12 cultures monospermes à partir des spores produites par un carpophore dans une culture prélevée sur thalle 8 devenu secondaire. Elles sont numérotées de 801 à 812. Les résultats de leurs confrontations avec quatre thalles d'attestation, montrent qu'il y a apparition d'une nouvelle équipe de facteurs non-préexistants (*a' b'*), qui a pu s'unir à l'équipe initiale (*ab*) pour constituer le dicaryon (*ab + a' b'*) et ensuite le noyau diploïde (*aa' bb'*) qui donne les quatre groupes de spores : (*ab*), (*a' b'*), (*ab'*), et (*a'b*) (Tabl. VI).

Il est permis de penser que la mutation des facteurs se produit généralement au sein d'un seul noyau. Quand elle a lieu dans le noyau de la basidiospore, tous ceux qui en dérivent dans le thalle entier, ont la même équipe de facteurs comme c'est le cas pour le thalle 27 de la troisième sporée ; et il est impossible de savoir quelle est la formule

		Thalles d'attestation				
		(AB)	(ab)	(Ab)	(aB)	
		2	6	4	3	
Thalle initial	8	+	—	—	—	(ab)
Thalles prélevés sur le thalle initial et restés à l'état primaire	8 ¹	+	—	—	—	(ab)
	8 ²	+	—	—	—	(ab)
	8 ³	+	—	—	—	(ab)
Thalles de la 2 ^e génération d'une culture prélevée sur le thalle initial et devenue secondaire	801	+	—	+	—	(ab')
	802	+	—	—	—	(ab)
	803	+	—	—	—	(ab)
	804	+	—	+	—	(ab')
	805	+	+	+	+	(a'b')
	806	+	—	+	—	(ab')
	807	+	—	—	+	(a'b)
	808	+	—	+	—	(ab')
	809	+	—	—	—	(ab)
	810	+	—	+	—	(ab')
	811	+	—	—	+	(a'b)
	812	+	+	+	+	(a'b')

Facteurs
déterminés.

TABLEAU VI. — Analyse du thalle monospore 8 dont une culture prélevée passe spontanément à l'état secondaire.

initiale avant la mutation. Quand elle frappe un des nombreux noyaux du thalle au cours de son développement, ce noyau devient le point de départ de toute une nouvelle lignée de noyaux ayant une nouvelle équipe de facteurs, tandis que les autres et leurs descendants conservent leur formule primitive ; c'est ce que nous venons de voir pour le thalle 8.

On voit que, dans l'ensemble, le comportement des thalles monospermes de *C. lagopus*, dans les confrontations expérimentales, obéit régulièrement aux lois de l'hérédité.

Toutes les cultures secondaires et la très grande majorité des cultures primaires de ce Coprin ont fructifié. Beaucoup de carpophores sont partiellement ou complètement stériles. Si cette anomalie est commune dans toutes les cultures primaires, elle l'est également dans quelques cultures secondaires, malgré un développement vigoureux du mycélium, même cultivé sur crottin frais stérilisé. Dans toutes les autres cultures secondaires, des chapeaux stériles apparaissent, de temps à autre, côte à côte avec des normaux. Nous ne sommes pas en mesure d'expliquer cette stérilité qui n'est probablement pas due à une cause unique qui serait la même dans tous les cas.

Dans les cultures en cellules Van Tieghem, seuls les thalles de *C. lagopus* ont évolué en l'état secondaire. Les filaments bouclés apparaissent toujours postérieurement aux anastomoses entre thalles différents. Mais leur point de départ n'est généralement pas au voisinage immédiat de ces dernières ; il peut être plus ou moins éloigné des anastomoses et, parfois même, séparé de celles-ci par plusieurs cloisonnements.

Nous avons vu, par l'analyse expérimentale, que les noyaux du dicaryon proviennent, en général, de deux thalles anastomosés. Les noyaux d'un thalle passés dans l'autre, doivent fournir à ce dernier la moitié de chaque dicaryon pour accomplir le développement du tronçon secondaire. LEHFELDT [54] a observé, chez *Typhula erythropus*, des cloisons partiellement résorbées pour permettre le passage des noyaux. BULLER suppose que le même fait se réalise chez *C. lagopus*. D'après nos observations, la résorption des cloisons n'a pas lieu chez cette espèce. Il paraît vraisemblable que le passage des noyaux s'effectue seulement grâce aux anastomoses, et leur propagation s'opère seulement dans les filaments jeunes anastomosés en réseau et dépourvus de cloisons (Pl. XVII, Fig. 1, 2.) Les boucles n'apparaissent que vers l'extrémité de ces filaments et de leurs rameaux (Pl. XVII, Fig. 3-5).

Les vieilles cellules non anastomosées, restent à l'état primaire et peuvent produire des rameaux primaires et des oïdies.

En terminant ce chapitre, nous voulons faire remarquer ce fait intéressant, que beaucoup de cultures primaires des *C. tomentosus* et *Hendersonii* ont produit des fructifications normales. Si les cultures primaires de *C. lagopus* n'ont donné que des carpophores partiellement fertiles ou même complètement stériles, cette anomalie a été également observée dans presque toutes les cultures secondaires. L'état primaire du mycélium n'est certainement pas responsable de cette stérilité, et l'état secondaire du mycélium ne paraît pas constituer une condition nécessaire à la fructification de ces champignons.

CHAPITRE V.

Développement du carpophore.

Plusieurs auteurs ont étudié le développement du carpophore des Coprins. Deux modes différents ont été décrits jusqu'à présent, en ce qui concerne l'origine des feuillets. Dans le premier, il existe chez le jeune carpophore une chambre annulaire qui sépare les primordiums du chapeau et du pied. Le primordium de l'hyménophore forme d'abord une assise palissadique unie et continue, tapissant entièrement la face inférieure du chapeau. C'est par plissement progressif de cette couche que se développent les feuillets dans la cavité annulaire.

Dans le deuxième mode, la chambre annulaire n'existe pas. Les premières hyphes palissadiques s'orientent en groupes, et convergent vers des points qui deviendront de petites ouvertures indépendantes les unes des autres, destinées à former les espaces interlamellaires, alors que les tissus entre les petites chambres isolées constituent les feuillets. Ceux-ci sont donc d'une formation passive, à la suite du développement d'une série de chambres rayonnantes dont ils servent de cloisons verticales. Les hyphes de la trame des feuillets sont, dès le début, aussi bien en continuité avec celles du pied qu'avec celles du chapeau.

Le premier mode est commun chez la majeure partie des Agarics. SCHMITZ [72] fut le premier qui observa la présence d'une chambre annulaire séparant les primordiums du chapeau et du pied, dans les jeunes carpophores de

plusieurs espèces, y compris le *Coprinus niveus*. Parmi les Coprins, ce mode de développement a été signalé par HOFFMANN [42] chez *C. fimetarius*, par De BARY [28] chez *C. micaceus* et *C. fimetarius*, par BREFELD [6] chez *C. lagopus*, par ATKINSON [3] chez *C. comatus*, *C. atramentarius* et *C. micaceus*.

Le deuxième mode de développement fut tout d'abord signalé seulement chez les Amanites par De BARY [*loc.*

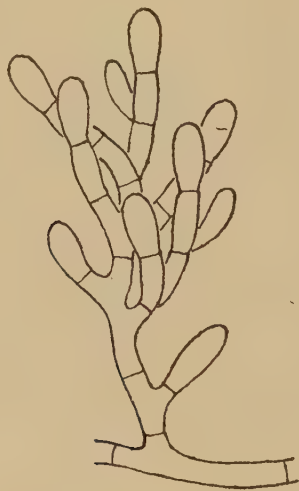


FIG. 5. — *Coprinus tomentosus*.
Début de la fructification. Cr. 500.

cit.], BREFELD [*loc. cit.*], ATKINSON [2] ; et, plus tard, chez le *Schizophyllum commune* par ADAM [1]. LEVINE a cru le retrouver chez *Coprinus micaceus* [56], puis chez *Agaricus campestris*, *Coprinus ephemerus* et *Coprinus stercorarius* [58]. Estimant que ce processus devrait être commun à tous les Coprins, il considère la formation de la chambre annulaire, observée par les auteurs, comme un artefact dû à une mauvaise fixation qui provoquerait une contraction et une déchirure du tissu fondamental, dans une zone annulaire de consistance faible. Les observations de KÜHNER [50] sur les *Coprinus fimetarius*, *bisporus* et

radians, semblent confirmer ce mode de développement, mais récemment, l'auteur nous a assuré que ses échantillons étaient trop âgés pour qu'il fût possible d'y suivre, dès le début, le développement des feuilletts (1).

Nos cultures nous ont fourni une bonne partie de notre matériel d'étude. Le reste a été récolté au cours de nos excursions.

Examinons d'abord le *C. tomentosus*. Les plus petits boutons de fructifications visibles à l'œil nu apparaissent comme de petits granules blanchâtres. En examinant au microscope un fragment de mycélium porteur de ces formations, on voit que chacun de ces granules est formé de filaments mycéliens enchevêtrés dont on ne peut suivre l'orientation. Leurs extrémités présentent, à la périphérie de la sphère, de grosses cellules en forme de tonnelet. Les stades plus jeunes, non encore discernables à l'œil nu, ont l'aspect de petites touffes d'hyphes plus ou moins serrées et entrelacées, à cellules courtes et larges, souvent en tonnelet. C'est en cherchant dans nombre de fragments de mycélium et en étalant les filaments sur lame porte-objet à l'aide de fines aiguilles, que nous avons pu trouver quelques stades initiaux des fructifications. Il s'agit de sortes de courts rameaux latéraux, à cellules plus larges que d'ordinaire, dont le protoplasme est plus réfringent. Par suite d'une ramification intense, il se produit des touffes d'hyphes plus ou moins serrées et entrelacées (Fig. 5). Celles-ci prennent progressivement la forme de granules de structure plus compacte. On voit donc que la fructification a pour origine un court rameau latéral provenant d'une cellule ordinaire sans différenciation spéciale; ainsi se

1. M. R. Kühner nous prie d'indiquer qu'à la suite de recherches restées inédites sur les *Coprinus fimetarius* et *papillatus*, il ne croit plus à un développement spécial des lamelles des Coprins; il a constaté en effet que les lames de ces deux espèces se forment par plissement d'une surface primitivement unie ce qui confirmait par avance les résultats de nos études. Le genre *Pseudocoprinus* R. Kühner ne diffère donc plus du genre *Coprinus* que par ses lames non déliquescentes, à faces non parallèles.

trouve confirmé ce qui a été signalé par BREFELD [6]. Ce sont ces courts rameaux que l'on doit considérer comme le point de départ du mycélium tertiaire.

Les massifs ayant moins de $2/10$ de millimètre de diamètre, ne montrent extérieurement aucune différenciation. Mais sur les coupes colorées, on peut déjà distinguer une masse centrale d'hyphes indifférenciées, diversement enchevêtrées, sans orientation définie, et à cellules cylindriques, masse entourée d'une couche périphérique d'hyphes lâches, moins chromophiles, à cellules polymorphes, mais souvent en tonnelet.

Sur les coupes en série d'un jeune carpophore mesurant à peu près $3/10$ de millimètre de diamètre, on peut déjà voir l'ébauche d'une chambre annulaire délimitant les primordiums du chapeau et du pied (pl. XI, Fig. 1, 2). A ce stade, apparaissent les premières hyphes chromophiles qui donneront le primordium de l'hyménophore. Sur les coupes longitudinales, presque médianes, d'un carpophore de cet âge, les hyphes chromophiles, peu nombreuses encore, d'une disposition radiale, tapissent latéralement le primordium du chapeau (Pl. XI, Fig. 1). Sur les coupes tangentielles, ces hyphes forment, au-dessus du sillon annulaire, une assise ininterrompue autour de cet organe (Pl. XI, Fig. 2). En suivant l'orientation des hyphes, qui est devenue nette dès ce stade, on peut supposer que le primordium du chapeau résulte de la différenciation de la partie supérieure de la masse centrale du stade précédent, et que le développement radial des premières hyphes chromophiles, a pour conséquence la formation d'un sillon annulaire entre ces dernières et la partie inférieure de la masse centrale qui est élargie et représente le primordium du pied. Les hyphes lâches de la couche périphérique enveloppant l'ensemble du jeune carpophore, envahissent souvent et arrivent même à remplir le sillon annulaire. De sorte qu'il arrive parfois qu'à première vue, on ne peut guère s'assurer de la présence d'un sillon ; mais l'examen à un fort

grossissement permet toujours de distinguer les deux organes fondamentaux que ce dernier sépare.

Aux stades suivants, et au fur et à mesure que le primordium du chapeau s'élargit par croissance radiale et que sa marge se recourbe plus tard graduellement vers le bas, l'assise d'hyphes chromophiles qui demeure unie et annulaire, passe peu à peu de la partie latérale à la partie inférieure du chapeau. Une coupe longitudinale médiane ou submédiane montre, à ce stade, deux régions plus fortement colorées qu'ailleurs, placées à droite et à gauche à la face inférieure du chapeau, et séparées du large primordium du pied par une cavité plus ou moins envahie par les hyphes périphériques (Pl. XI, Fig. 3). A un fort grossissement, on peut voir nettement les hyphes chromophiles, dressées en palissade, à extrémité libre, se diriger vers le bas, dans la cavité; elles n'ont aucune relation avec les hyphes lâches ou détachées qui peuvent être présentes dans la même cavité. Des éléments, provenant de la trame du chapeau, ne cessent de s'ajouter à l'assise palissadique et contribuent ainsi à son développement. Celle-ci s'étend radialement au-dessus de la cavité. Un examen des coupes tangentielles en série montre également qu'à ce stade, les hyphes palissadiques sont disposées en une assise unie et ininterrompue à la face inférieure du chapeau, et le sommet du pied est entouré par la cavité annulaire.

Ce n'est que dans les exemplaires atteignant un diamètre supérieur à 5/10 de millimètre, qu'on peut trouver le début du développement des feuillets. Au premier abord, sur les coupes tangentielles en série, on voit dans l'assise palissadique et à intervalles irréguliers, certains groupes d'hyphes s'avancer plus vite que les autres et produire ainsi une ondulation radiale irrégulière de l'assise (Pl. XI, Fig. 4). Cette ondulation devient de plus en plus accentuée, et on assiste à la formation des premières ébauches des feuillets qui se présentent en forme de petits mamelons sur les

coupes. C'est aussi à ce stade que commence à se différencier, à la surface du chapeau, un revêtement hyméniforme.

Comme le carpophore s'accroît, la marge du chapeau s'infléchit de plus en plus vers le bas et ferme finalement la cavité annulaire. Les petits mamelons, qui constituent les primordiums des feuillets, se développent dans la cavité annulaire presque perpendiculairement à la surface inférieure du chapeau. Les éléments de la trame du chapeau pénètrent dans les jeunes feuillets, forment leur trame et fournissent de nouveaux éléments à l'assise palissadique. Celle-ci tapisse toute la surface des jeunes feuillets, y compris leurs arêtes, et demeure ininterrompue aussi longtemps que ces dernières restent libres (Pl. XI, Fig. 5).

En même temps que les feuillets s'élargissent dans la cavité annulaire, de nouveaux éléments, provenant de la trame du chapeau, ne cessent de s'ajouter à l'assise palissadique, à la marge du chapeau. Le plissement de l'assise palissadique suit le développement du chapeau et progresse aussi en direction radiale, à partir du centre du chapeau, vers la marge. Lorsque l'intervalle entre deux plis s'accroît, à mesure que le chapeau s'élargit, un nouveau pli se manifeste à la marge du chapeau et suit le développement radial. Ce pli constituera une lamellule. Puisque le point de départ d'une lamellule est plus ou moins éloigné du centre du chapeau et que sa direction de croissance est centrifuge, son extrémité postérieure n'arrive donc pas au sommet du pied. Les lamellules les dernières nées sont les plus courtes et leur extrémité postérieure plus éloignée du centre du chapeau. A la marge du chapeau en croissance, toutes les lamellules, de longueurs différentes, et les lamelles entières, se développent parallèlement, et de nouvelles lamellules prennent naissance aux points où l'espace entre deux feuillets voisins devient suffisamment grand.

Après avoir franchi la cavité annulaire, les feuillets arrivent au contact de la surface du pied. Mais leur développe-

ment n'est pas encore terminé. Les éléments palissadiques qui se trouvent sur leur arête, ne pouvant plus s'avancer en ligne droite, passent à la surface du pied. Ainsi, l'assise d'hyphes palissadiques s'ouvre sur les arêtes des feuillets, et les hyphes de la trame de ces derniers viennent se joindre à celles de la surface du pied (Pl. XI, Fig. 6 ;

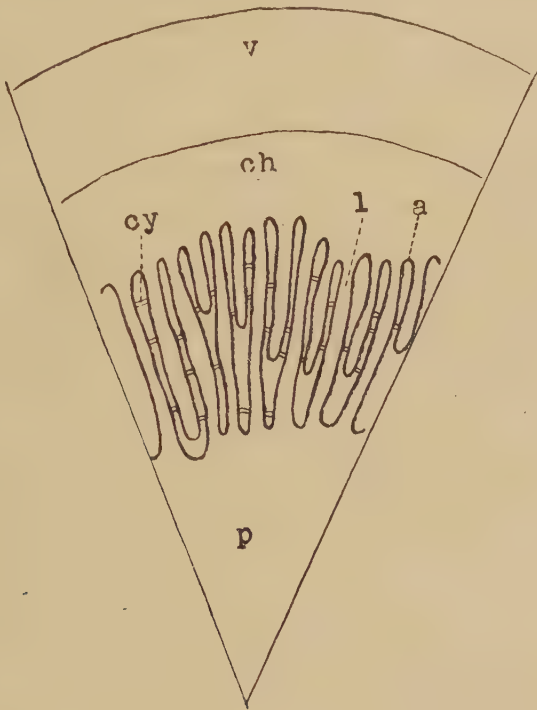


FIG. 6. — *Coprinus tomentosus*. Portion d'une coupe transversale d'un jeune carpophore montrant les feuillets soudés au pied et les chambres isolées entourées de l'assise hyméniale. *a*, assise hyméniale ; *ch*, chair pileuse ; *cy*, cystide ; *l*, lamelle ; *p*, pied ; *v*, voile général. Gr. : 50.

Pl. XIV ; Fig. 1). Cela se généralise le long de toutes les arêtes ; la continuité de l'assise palissadique arrive à son terme et la cavité annulaire est alors divisée en compartiments isolés dont les feuillets servent de cloisons verticales.

Souvent, à des stades plus ou moins avancés, les éléments palissadiques de deux feuillets voisins se rencontrent à la surface du pied ; on a, dans ce cas, sous les yeux, des chambres interlamellaires tapissées tout autour d'une assise palissadique (Fig. 6). Dès ce stade, il est difficile de connaître l'origine des feuillets. Toutefois, on peut distinguer, à un fort grossissement, les éléments des feuillets et ceux du pied, car ils sont de nature différente. La partie postérieure des lamellules, étant atténuée, est toujours indépendante du pied et présente normalement l'assise palissadique sur l'arête. Les feuillets, ainsi soudés au pied et même soudés entre eux par leur arête, ne redeviennent libres qu'au moment de l'épanouissement du chapeau. Les arêtes sont alors hétéromorphes, à cause de l'absence d'éléments hyméniaux.

L'hyménium est formé directement par la différenciation des hyphes palissadiques qui sont très chromophiles et tapissent la surface des feuillets. Les basidioles, ou pseudo-paraphyses, ont exactement la même origine que les basides, mais elles dégénèrent, tandis que ces dernières se développent en organes sporifères. Les basides sont en deux séries selon la longueur de la partie émergente. Les longues dépassent les courtes d'environ 8 μ . D'après l'âge des spores qu'elles portent, on peut dire que les deux séries de basides représentent deux générations : les longues basides engendrent les spores, les déchargent, puis se résolvent avant les courtes, au même niveau d'un feuillet. La maturation de chaque série obéit cependant régulièrement à la règle générale des Coprins, c'est-à-dire qu'elle commence à la marge antéro-inférieure de chaque feuillet.

Les cystides prennent naissance au fond de la trame, et leur développement précède de beaucoup la différenciation de l'hyménium. Elles s'enfoncent finalement, par leur extrémité, dans l'assise hyméniale opposée du feuillet voisin. On n'y voit aucune fonction apparente autre que le maintien des espaces interlamellaires.

Nous avons vu qu'au moment où les feuillets commencent à se dessiner à la face inférieure du chapeau, un revêtement hyméniforme se différencie à sa face supérieure.

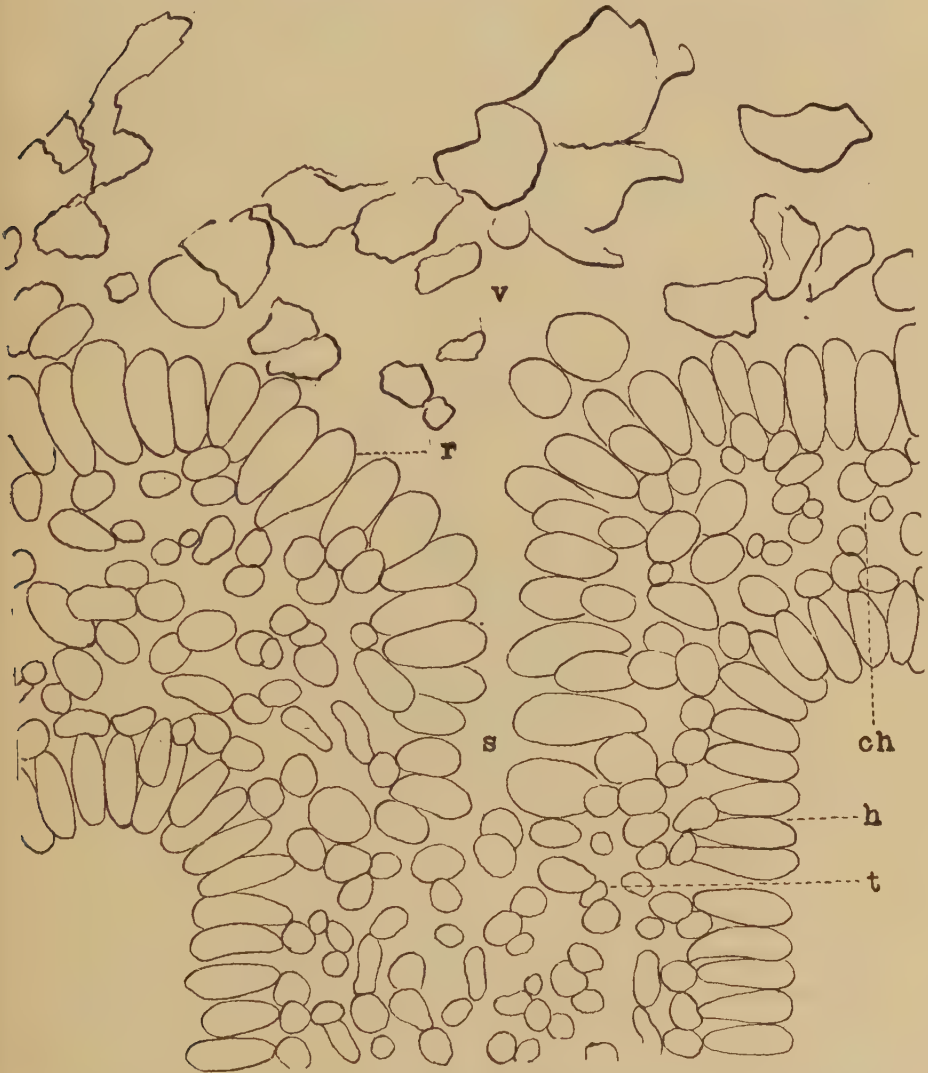


FIG. 7. — *Coprinus tomentosus*. Formation d'un sillon par plissement du revêtement hyméniforme dans la chair piléique sur le dos d'un feuillet. *ch*, chair piléique ; *h*, assise hyméniale ; *r*, revêtement hyméniforme du chapeau ; *s*, sillon ; *t*, trame du feuillet ; *v*, voile général. Gr. : 900.

Quand une lamelle ou une lamellule atteint une certaine longueur et largeur, un sillon se manifeste sur son dos, à la surface du chapeau. Il est également formé par plissement progressif du revêtement dans la chair piléique, en suivant le développement du feuillet (Fig. 7). Les lamelles entières ont sur leur dos, les sillons les plus longs, alors que les plus petites lamellules en sont dépourvues. Il est vraisemblable qu'à cause de la minceur et de la faible consistance de la chair piléique, la formation des sillons est justement déterminée par le développement des feuillets.

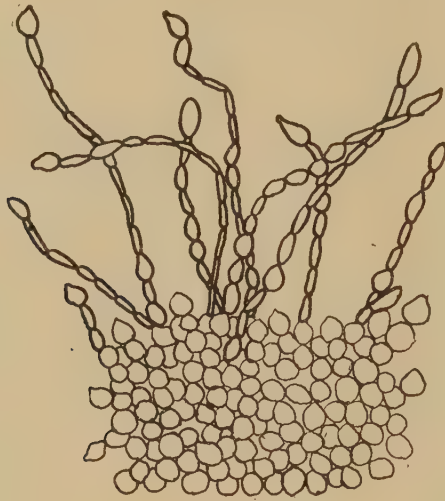


FIG. 8. — *Coprinus tomentosus*. Fragment du voile général montrant la couche interne de structure celluleuse et la couche externe de structure filamenteuse. Gr. : 120.

Le voile général qui enveloppe tout le jeune carpophore est assez épais. Il devient distinct de la chair piléique dès la formation du revêtement du chapeau. Il se différencie en deux couches différentes superposées (Fig. 8). La couche supérieure, ou externe, est constituée par des filaments simples, dressés, dont les cellules sont plus ou moins allongées ou presque cylindriques, à paroi épaissie et brunâtre. La couche inférieure, ou interne, a une structure cellu-

leuse; ses éléments sont arrondis, à paroi mince et incolore. Sur les jeunes chapeaux, la couche externe forme un duvet brunâtre, plus foncé au sommet du chapeau, pâle et blanchâtre à la marge. Aux endroits où les filaments brunâtres sont tombés, les éléments de la couche interne ont l'aspect de flocons micacés facilement séparables du chapeau.

Pendant que les organes du chapeau se différencient, les éléments du pied se multiplient et les filaments s'orientent parallèlement entre eux et perpendiculairement au chapeau. Dans les primordiums atteignant 1,5 à 2 millimètres de diamètre, la multiplication des éléments du pied est presque terminée. Les cellules sont courtes, souvent aussi larges que longues. Le développement ultérieur du pied se fait simplement par augmentation de dimensions, surtout en longueur, des cellules. Dans un pied complètement développé, les cellules sont de 20 à 30 fois plus longues et trois fois plus larges qu'au stade du primordium. Les hyphes parallèles du pied s'arrêtent brusquement au sommet de cet organe devant le tissu du chapeau constitué par des hyphes diversement enchevêtrées. Cette différence de structure entre les deux organes a pour effet de les rendre aisément séparables l'un de l'autre.

La manière dont se développe le carpophore chez *Coprinus Hendersonii* est semblable, dans ses grandes lignes, à celle que nous venons de décrire chez *C. tomentosus*. Examinons plus particulièrement le développement des feuillets.

Dans les massifs subglobuleux ayant un diamètre d'environ 5/10 de millimètre, on ne trouve pas encore d'indice de différenciation pileïque. Au contraire, l'organisation du pied est déjà bien avancée. Le primordium ne tarde pas à s'allonger, à cause du développement hâtif du pied. On voit bientôt apparaître au sommet du primordium, un petit mamelon correspondant à l'embryon du chapeau.

Sur les coupes longitudinales en série, on trouve une

cavité annulaire dans laquelle se développeront les feuillets. La face inférieure du chapeau qui se trouve au-dessus de la cavité et qui donnera les feuillets, se montre encore

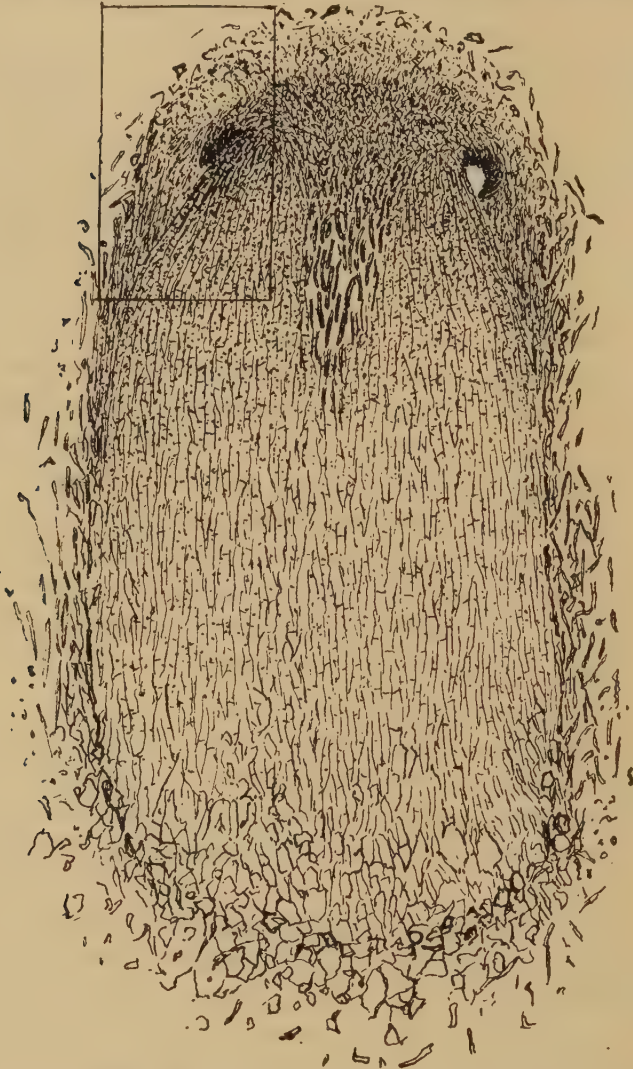


FIG. 9. — *Coprinus Hendersonii*. Coupe longitudinale médiane d'un jeune carpophore où les feuillets commencent à se développer dans la cavité annulaire. Le développement du pied est déjà avancé. Gr. : 145.

parfaitement unie et se constitue grâce aux hyphes chromophiles disposées en palissade, à extrémité libre et dirigée dans la cavité annulaire.

Les hyphes du pied sont disposées parallèlement et s'élèvent jusqu'au sommet où ils s'arrêtent brusquement devant le tissu lâchement emmêlé du chapeau.

A un stade un peu plus avancé, une ondulation se manifeste dans l'assise palissadique. La marge du chapeau s'infléchit graduellement en-dessous jusqu'au contact du pied, pendant que les feuillets se développent, vers le bas, dans la cavité annulaire (Fig. 9 ; Pl. XV). L'assise palissa-

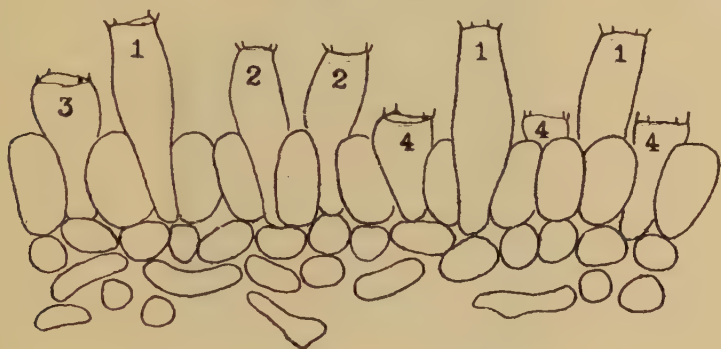


FIG. 10. — *Coprinus Hendersonii*. Fragment de l'assise hyméniale montrant les quatre séries de basides selon leur longueur.
Gr. : 1.600.

dique reste continue pendant la croissance des feuillets dans la cavité, elle est interrompue à un stade plus avancé, quand les arêtes des feuillets viennent se souder à la surface du pied.

L'hyménium se différencie directement aux dépens des éléments palissadiques qui tapissent les faces latérales des feuillets. Les basides sont tétramorphes : elles se divisent en quatre séries selon la longueur de leur partie émergente (Fig. 10). Leur maturation suit deux ordres coexistants : l'ordre général des Coprins, qui commence par la marge antéro-inférieure de chaque feuillet, et un second ordre qui

est en rapport avec la longueur de la partie émergente des basides ; les plus longues (Fig. 10, 1) étant mûres les premières.

Le voile général est peu développé et fugace. FAYOD [31] puis KUHNER [50], ont indiqué qu'il n'est pas distinct de la cuticule du chapeau. En effet, le chapeau ne présente pas un revêtement différencié à sa surface et la chair piléique



FIG. 11. — *Coprinus lagopus*. Coupe longitudinale médiane d'un jeune carpophore où l'assise palissadique est encore unie, tapissant la surface inférieure du chapeau. Le développement du pied est beaucoup plus avancé. Gr. : 145.

est, en quelque sorte, continue avec le voile général. De véritables fentes se produisent sur les dos des feuillets qui s'ouvrent au moment de l'épanouissement du chapeau. Le voile partiel, d'origine primordiale, est bien développé et constitue l'anneau sur le pied adulte (Pl. XV, a).

Chez *Coprinus lagopus*, comme chez *C. Hendersonii*, le primordium du chapeau commence à se différencier tardivement par rapport au développement du pied. Près du sommet des carpophores primordiaux un peu allongés, d'environ 5/10 de millimètre de hauteur, une cavité annulaire est déjà formée. Les hyphes chromophiles du chapeau tendent à s'arranger en une assise palissadique à sa face inférieure et à se diriger dans la cavité (Fig. 11). Les coupes tangentielles en série montrent que cette assise est parfaitement unie. Il s'y produit, un peu plus tard, une ondulation qui s'accroît et donne la première série de feuillets. BREFFELD [4] a bien dit que ce sont là les nouveaux points de croissance à la face inférieure du chapeau.

La marge piléique, en s'infléchissant vers le bas, vient bientôt s'appliquer à la surface du pied.

Dès le début du développement des feuillets, les hyphes chromophiles les tapissent superficiellement en une assise palissadique. Mais à un stade avancé, quand les arêtes des feuillets sont soudées à la surface du pied, les coupes tangentielles montrent que les hyphes superficielles des feuillets, quoique toujours disposées en palissade, perdent presque complètement leur caractère d'être les plus chromophiles et même ne fixent guère les colorants, alors que les éléments qui les surmontent immédiatement, formant une assise sous-hyméniale, sont très chromophiles (Fig. 12).

C'est bien à cause de cette disposition particulière des hyphes chromophiles que le mode de formation de l'hyménium n'est plus le même que chez les espèces précédentes. Sur les coupes faites à divers stades du développement de l'hyménium, on peut constater que les basides naissent d'hyphes chromophiles de l'assise sous-hyméniale, poussent entre les hyphes peu colorables de l'assise superficielle, et atteignent finalement la surface du feuillet. Les hyphes de l'assise superficielle constituent les pseudoparaphyses. KÜHNER [50] a fait, chez *Panaeolus campanulatus*, des observations semblables que nous avons vérifiées dans la

même espèce et ses recherches inédites sur le développement de *C. fimetarius* l'amènent d'ailleurs à une conclusion semblable à la nôtre.

A part les espèces précédentes qui ont fructifié dans nos cultures, nous avons récolté, dans la nature, de bons échantillons d'autres Coprins. permettant d'étudier le développement du carpophore. Ce sont les *C. micaceus*, *atramentarius* et *domesticus*.



FIG. 12. — *Coprinus lagopus*. Coupe d'un feuillet montrant les hyphes superficielles peu colorables et celles au-dessous très chromophiles. Gr. : 900.

Le *C. micaceus* est surtout digne d'attention, car c'est après avoir étudié le développement de cette espèce que LEVINE [56] a conçu l'idée d'un mode particulier de développement chez les Coprins. Les observations de cet auteur sont, d'ailleurs, en contradiction avec celles de DE BARY [28] et d'ATKINSON [3]. Il y a tout intérêt à reprendre l'étude de cette espèce.

A la base des touffes des pieds adultes de ce Coprin, nous avons trouvé, à plusieurs reprises, les jeunes stades favorables à notre étude. Le plus jeune examiné par nous

mesurait à peu près $\frac{3}{10}$ de millimètre de diamètre. Il était en forme de petit corps globuleux ne présentant aucune différenciation à l'extérieur. Sur une coupe longitudinale,



FIG. 13. — *Coprinus micaceus*. Primordium du carpophore avec l'assise palissadique encore unie. A, coupe médiane ; B, coupe tangentielle. Gr. : 145.

on constate que le voile général est bien développé et qu'il existe déjà les primordiums du chapeau et du pied (Fig. 13). Ceux-ci sont bien distincts l'un de l'autre grâce à l'existence

d'un sillon très étroit qui les délimite. Les coupes tangentielles en série montrent que le sillon s'étend tout autour du col qui réunit les deux organes primordiaux. Le développement des feuillets n'est pas encore commencé à ce stade. La face inférieure du primordium du chapeau se montre encore parfaitement unie, tapissée d'une assise continue d'hyphes très chromophiles, disposées en palissade, à extrémité libre, et dirigées dans la cavité annulaire.

A un stade un peu plus avancé, une ondulation radiale se manifeste dans l'assise palissadique (Pl. XIX, Fig. 1). Les jeunes feuillets en croissance, ne ménageant qu'une cavité annulaire très étroite, arrivent rapidement au contact du large primordium du pied. Toutefois, on peut encore voir, à ce stade, la continuité de l'assise palissadique sur les arêtes des feuillets (Pl. XIX, Fig. 2).

Aux stades suivants, on trouve, en effet, sur les coupes longitudinales, des aspects décrits et figurés par LEVINE [*loc. cit.*]. La cavité annulaire n'existe plus. Elle est remplacée par une série de chambres rayonnantes séparées par les feuillets. Ces chambres se présentent, sur les coupes tangentielles, sous forme de petites ouvertures vers la périphérie desquelles convergent les hyphes palissadiques. Les arêtes des feuillets sont plus ou moins intimement soudées au pied.

Il est à noter que, dans cette espèce, le développement du pied est relativement tardif, de sorte que, même après la soudure des arêtes des feuillets au pied, les hyphes du haut du pied ne sont pas encore différenciées et ressemblent à celles de la trame des feuillets qui viennent s'y joindre (Pl. XIX, Fig. 2). Ce fait pourrait être la cause d'une interprétation erronée de la continuité initiale des deux tissus.

Comme chez *C. lagopus*, les éléments superficiels des feuillets deviennent, à un moment donné, subglobuleux et peu chromophiles ; ils constitueront les pseudoparaphyses, alors que la trame et surtout l'assise sous-hyméniale se

composent d'hyphes fort avides de colorants ; ces hyphes fourniront les basides.

Le *C. atramentarius* permet une étude facile de l'origine des feuillets, car leur développement ne commence que dans les jeunes carpophores atteignant déjà plus de 2,5 mm. de hauteur et 1 millimètre d'épaisseur (fig. 14). Nos pré-



FIG. 14. — *Coprinus atramentarius*. Coupe longitudinale tangentielle d'un jeune carpophore très allongé montrant l'assise initiale de l'hyménophore encore unie au-dessus de la cavité annulaire. Gr. : 70.

parations nous montrent que les feuillets se développent également par plissement progressif d'une assise d'hyphes palissadiques, d'abord unie et continue, comme l'a d'ailleurs déjà décrit ATKINSON [3]. Les cellules superficielles des jeunes feuillets perdent bientôt leur chromophilie et il est évident que ce sont les hyphes de la trame, fortement

colorables, qui assurent le développement des feuillets et la formation de l'hyménium.

Bien que nous n'ayons pas eu à notre disposition des échantillons très jeunes de *C. domesticus* pour pouvoir suivre, dès le début, le développement des feuillets, il semble, cependant, que l'on puisse faire la même constatation que précédemment en ce qui concerne leur origine. Le plus jeune bouton de fructification que nous avons examiné était à un stade assez avancé. Malgré un certain



FIG. 15. — *Coprinus domesticus*. Coupe longitudinale tangentielle d'un jeune carpophore où le développement des feuillets est déjà avancé. La continuité de l'assise palissadique est encore visible sur quelques arêtes non ouvertes. Gr. : 70.

nombre de points d'interruption, la continuité générale de l'assise palissadique sur les arêtes des feuillets déjà arrivées au contact du pied, est encore visible (Fig. 15).

Dans cette espèce, les hyphes chromophiles sont toujours à la superficie des feuillets ; elles constitueront directement l'hyménium. Les sillons du chapeau se forment également par plissement du revêtement hyméniforme dans la chair piléique sur les dos des feuillets.

En ce qui concerne l'origine des feuillets, nous pouvons conclure que, dans tous ces Coprins, ils se développent par plissement progressif d'une assise palissadique, d'abord unie et continue, et tapissant la surface inférieure du jeune chapeau. Nous ne croyons pas qu'il y ait des Coprins dont les feuillets se développent d'une autre manière.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDES CYTOLOGIQUES

CHAPITRE VI.

Le nucléome.

A cause de la membrane épaisse et colorée des spores, il est généralement impossible d'observer directement leur contenu. Les plus jeunes germinations observées dans les petits bourgeons germinatifs possèdent un protoplasme dense et homogène. On y trouve un ou deux noyaux (Pl. IX, Fig. 1 ; Pl. XVI, Fig. 1). On ne peut savoir s'il n'y a pas d'autres noyaux demeurés en place dans la spore après la germination.

Les tubes germinatifs qui sont, en général, dépourvus de cloisons, présentent un nombre de noyaux plus ou moins élevé. D'ailleurs, le nombre des noyaux ne correspond pas à l'âge du filament, car on peut trouver un nombre assez élevé de noyaux dans un petit tube, alors qu'il n'y en a que trois ou quatre dans un filament très allongé (Pl. IX, Fig. 2, 7 ; Pl. XIV, Fig. 2 ; Pl. XVI, Fig. 2 ; Pl. XVIII, Fig. 1).

Dans toutes les espèces que nous avons étudiées, les jeunes mycéliums peuvent rester, pendant une durée plus ou moins longue, à l'état apocytique (Fig. 2 ; Pl. IX, Fig. 9). Le nombre des noyaux dans un jeune mycélium

ramifié mais non cloisonné, peut atteindre une cinquantaine.

Dans les mycéliums primaires plus développés et pourvus de cloisons, les articles, aux extrémités des filaments en pleine croissance, sont toujours très longs et plurinucléés (Pl. IX, Fig. 8 ; Pl. XVII, Fig. 1). Plus en arrière, les filaments sont plus cloisonnés et les articles, plus courts, ne renferment, le plus souvent, qu'un seul noyau. Il est à noter que le cloisonnement du mycélium primaire n'est apparemment pas lié à la division nucléaire.

Examinons maintenant, le comportement des noyaux dans la formation des oïdies.

Les rameaux mycéliens de *C. micaceus* qui se transformeront en oïdies, ne se distinguent pas, primitivement, des hyphes ordinaires, au point de vue cytologique. Peu avant cette transformation, on peut constater qu'il y a une multiplication rapide des noyaux, et cette multiplication nucléaire est suivie de cloisonnements successifs généralement à partir de l'extrémité des rameaux. Si les cloisonnements n'accompagnent pas intimement les divisions nucléaires, le résultat est toujours le même : chaque article qui constituera une oïdie renferme un noyau (Fig. 4, A).

Chez *C. tomentosus*, on rencontre souvent, dans les jeunes oïdiophores, un grand nombre de noyaux avant la formation des oïdies (Pl. X, Fig. 1, 2). Dans cette espèce, comme dans d'autres où chaque baguette constitue intégralement une oïdie, un seul noyau du rameau porteur s'y introduit. Ce noyau se divise plus ou moins tôt, parfois même avant la formation de la cloison basilaire de l'oïdie, le plus souvent une fois, et, plus rarement, plusieurs fois (Pl. X, Fig. 3, 4 ; Pl. XIV, Fig. 7). Les oïdies mûres et mises en liberté, sont donc presque toujours plurinucléées, surtout à deux noyaux, rarement uninucléées.

Dans le type de *C. lagopus*, également un seul noyau

de l'oïdiophore passe dans chaque bâtonnet qui se fragmentera en oïdies (Pl. XVII, Fig. 6 ; Pl. XVIII, Fig. 2). Une cloison basilaire se forme et sépare le bâtonnet de l'oïdiophore. Le noyau s'y divise bientôt, et chaque division nucléaire est régulièrement suivie d'un cloisonnement donnant des articles uninucléés qui se dissocieront et constitueront des oïdies.

La disposition des noyaux dans les apocytes n'est pas régulière. Le nombre des noyaux peut atteindre une vingtaine dans certains articles terminaux des filaments en plein développement. Dans les cas où les anastomoses sont fréquentes entre les jeunes filaments, il devient impossible de délimiter les divers articles et le nombre des noyaux que renferme chacun d'eux devient ainsi indéterminable.

Le caractère définitif du mycélium secondaire est la formation du dicaryon et sa multiplication par divisions conjuguées. Il prend généralement naissance sur les jeunes filaments primaires en pleine croissance et à articles plurinucléés. Chez les *C. micaceus*, *picaceus*, *comatus* et *lagopus*, dès la formation du premier dicaryon, chaque division conjuguée est régulièrement accompagnée de la formation d'une anse d'anastomose ; leur mycélium secondaire est donc régulièrement bouclé aux cloisons et la présence des anses constitue un caractère sûr de l'état secondaire (Pl. XVII, Fig. 2-6). Le mycélium secondaire de *C. domesticus* est dépourvu d'anses d'anastomose, l'état secondaire est seulement déterminable par examen cytologique (Pl. XX).

Nous avons parlé plus haut de l'instabilité de la forme du mycélium de *C. micaceus*. Nos observations cytologiques montrent que la morphologie externe du mycélium correspond exactement à la disposition des noyaux. Le mycélium primaire est constitué par des articles soit uninucléés, dans les filaments âgés, soit plurinucléés, avec un nombre de noyaux variable, dans les filaments jeunes.

S'il y a apparition de filaments secondaires, la présence d'une anse correspond toujours à une division conjugée. Les filaments régulièrement bouclés à chaque cloison sont à cellules régulièrement binucléées. A l'occasion d'un retour de l'état secondaire à l'état primaire, le dicaryon se dissocie, les deux noyaux se séparent et peuvent se diviser indépendamment, et les filaments se cloisonnent irrégulièrement sans formation d'anses d'anastomose. Les nouveaux filaments primaires, nés sur les filaments secondaires, sont généralement à articles plurinucléés qui se subdivisent en vieillissant, par la formation de cloisons tardives et deviennent finalement uninucléés. C'est également par la formation de cloisons tardives, que les vieilles cellules binucléées des filaments secondaires deviennent uninucléées et les rameaux adventifs qui y prennent naissance sont à articles uni- ou plurinucléés sans régularité.

Chez les *C. picaceus* et *lagopus*, où le mycélium secondaire se développe généralement après la rencontre de deux thalles appropriés, les résultats des études expérimentales tendent à montrer qu'il y a passage d'un ou plusieurs noyaux d'un thalle dans l'autre grâce aux anastomoses entre leurs filaments, que ce passage est réciproque, et que, dans l'un comme dans l'autre thalle, le dicaryon est constitué par deux noyaux appartenant aux deux thalles anastomosés. Comme dans ces champignons, les articles anastomosés sont généralement plurinucléés, avec un nombre de noyaux variable, ainsi que les articles où prennent naissance les premiers filaments secondaires, on sera dans l'impossibilité de déterminer le passage des noyaux et l'origine des deux éléments du dicaryon tant qu'on ne disposera pas des moyens de suivre, sur le vivant, le comportement nucléaire de ces filaments. Ce n'est que dans de rares occasions qu'on observe, dans les préparations fixées et colorées, un noyau se trouvant au seuil de deux cellules anastomosées, ce

qui peut être interprété comme un stade du passage (Pl. XVII, Fig. 1). Le premier dicaryon ne se distingue des autres noyaux que lorsqu'il effectue la première division conjugée (Pl. XVII, Fig. 3).

Le développement progressif de filaments secondaires sur toute la périphérie d'un thalle primaire à partir du côté confronté avec un autre thalle, est dû vraisemblablement au passage de noyaux étrangers, grâce à d'innombrables anastomoses contractées entre les filaments apocytiques. Il est à noter que dans ces filaments en voie de transformation, la division conjugée ne s'observe qu'à l'extrémité des filaments et de leurs rameaux, et ce n'est que là qu'on peut reconnaître le dicaryon (Pl. XVII, Fig. 3). Il est constitué par les deux noyaux les plus avancés à l'extrémité d'un filament ou dans un jeune rameau. Mais il est difficile de savoir si tous les autres noyaux de ces articles anastomosés sont appariés. Toutefois, on peut dire que les cellules primaires non anastomosées avec celles à dicaryons, restent toujours à l'état primaire. Le fait que les rameaux qui y prennent naissance ne présentent pas de dicaryons le montre suffisamment. Ces rameaux peuvent, en outre, produire des oïdies.

BULLER [11, vol. IV] a montré expérimentalement que le passage des noyaux peut s'effectuer également par la région centrale, la plus âgée du thalle, mais beaucoup plus lentement. Il s'appuie sur le fait qu'après avoir enlevé deux larges sections latérales d'un thalle primaire de *C. lagopus* et l'avoir confronté avec un inoculum compatible à un bout du thalle en bandelette, des filaments secondaires se développent rapidement du côté inoculé et, après un laps de temps sensiblement plus long que d'ordinaire, à l'autre extrémité du thalle. En réalité, les vieilles hyphes très cloisonnées et pauvres en protoplasme constituent de véritables impasses pour les noyaux. Ceux-ci ne peuvent se rendre d'un bout à l'autre de la bandelette mince et étroite que grâce aux anastomoses entre d'innombrables

hyphes adventives dont le développement, sur les deux côtés latéraux de la bandelette, est provoqué par l'opération. Ces hyphes sont apocytiques et sans cloisons, ce qui assure le passage des noyaux. En reprenant l'expérience de BULLER, nous avons réussi à retarder considérablement ou même à empêcher définitivement, dans les limites de la boîte de Pétri, la production de filaments secondaires à l'extrémité opposée de l'inoculum en stérilisant de temps à autre les deux côtés latéraux de la bandelette à l'aide d'un scalpel fortement chauffé à la flamme. Evidemment, la voie périphérique n'est pas la seule, mais elle est la plus rapide pour le passage des noyaux. Si le temps et l'espace le permettent, le transport peut également être réalisé par la région centrale de la bandelette, bien que le développement de nouveaux filaments y soit plus difficile et les anastomoses plus rares.

Dans une confrontation entre un thalle primaire et un thalle secondaire de nature compatible, telle que $(AB) \times (AB + ab)$, le thalle primaire emprunte au thalle secondaire les premiers dicaryons, et le procédé cytologique de transformation du thalle primaire en l'état secondaire doit être identique à celui qui a lieu dans la confrontation entre deux thalles primaires compatibles, après la formation des premiers dicaryons.

La transformation en l'état secondaire d'un thalle primaire, sous l'influence d'un thalle secondaire théoriquement incompatible, s'explique, selon nos observations, par l'invasion des dicaryons de ce dernier. Le fait que la transformation est généralement lente, imparfaite et irrégulière est dû, pensons-nous, à la résistance qu'opposent les noyaux du thalle primaire à l'invasion des dicaryons étrangers. En examinant des fragments de mycélium où la transformation s'est poursuivie lentement, nous avons trouvé que les filaments primaires et secondaires, disposés parallèlement et anastomosés en de nombreux points grâce à des rameaux latéraux, se dévelop-

pent indépendamment les uns des autres. Dans les préparations fixées et colorées, on peut parfois trouver quelques stades cytologiques de la transformation. Par les ponts d'anastomose entre les deux sortes de filaments, les dicaryons des filaments secondaires peuvent passer dans les filaments primaires. Une division conjugée peut se faire près de l'entrée du filament primaire (Pl. XVII, Fig. 2, 3). Alors, un dicaryon-fils entre dans celui-ci qui est généralement apocytique. Les noyaux de la cellule primaire se trouvent éloignés du dicaryon (Pl. XVII, Fig. 2). Dans quelques filaments, nous avons observé des noyaux qui ont l'air d'être en voie de dégénérescence et qui appartiendraient au thalle primaire, tandis que la propagation du dicaryon envahisseur se poursuit (Pl. XVII, Fig. 3).

Dans les filaments mycéliens, le noyau au repos est de forme plus ou moins arrondie, parfois un peu allongée, composé, en général, d'un gros corpuscule chromatique, situé dans une vésicule hyaline où il occupe souvent une position centrale, et d'une membrane nucléaire extrêmement fine, à peine discernable, qui délimite le nucléoplasme. Dans certains cas, le nucléole est très petit et excentrique, toujours coloré en noir par l'hématoxyline; une masse plus ou moins dense de substance chromatique, colorée en gris, occupe la cavité nucléaire. Parfois, le contour nucléaire est flou.

Les noyaux qui émigrent d'un point à un autre dans un filament en voie de croissance, sont plus ou moins déformés. En général, le nucléole change très peu de forme, tandis que la masse globale nucléaire peut prendre, au contraire, des formes diverses. Dans quelques cas où la déformation est très poussée, la membrane nucléaire paraît ne plus exister, le contour du noyau n'est plus nettement délimité et le nucléoplasme a l'aspect d'une traînée chromatique accompagnée du nucléole dans son voisinage.

Dans les vieilles cellules très vacuolisées, les noyaux entrent en dégénérescence. Le nucléole d'abord, puis la membrane nucléaire et enfin, en dernier lieu, la substance chromatique disparaissent graduellement. Quelquefois, une fragmentation irrégulière de la substance chromatique précède sa disparition (Pl. IX, Fig. 10).

Dans les filaments primaires, on ne rencontre pas très souvent des divisions nucléaires. Elles ne paraissent pas se faire toujours à la manière d'une mitose ordinaire. On trouve assez fréquemment des figures qui rappellent la division directe. Le noyau reste vésiculeux et conserve la même structure. Il s'allonge un peu et s'étrangle au centre. Les deux moitiés se séparent et constituent deux noyaux-fils vésiculeux (Pl. X, Fig. 3, 4, 8). Parfois, le corpuscule chromatique se divise dans la cavité nucléaire avant la bipartition de la vésicule. On trouve ainsi deux corpuscules chromatiques dans une même cavité nucléaire ; ce n'est là qu'un stade de ce mode de division (Pl. X, Fig. 3). Généralement, les deux noyaux-fils, issus d'une telle division, sont de dimensions semblables, parfois l'un est sensiblement plus grand que l'autre.

Dans les cas où la division nucléaire est une mitose ordinaire, les centrosomes et le fuseau achromatique peuvent être visibles (Pl. IX, Fig. 3-9). La membrane nucléaire semble disparaître d'abord. Deux centrosomes indiquent les deux pôles du fuseau achromatique qui n'est pas souvent nettement délimité. La masse de substance chromatique se rend alors à mi-chemin, entre les deux pôles, où s'effectue la division proprement dite. Les deux moitiés se dirigent vers les pôles et y constituent deux noyaux-fils.

Dans toutes les espèces étudiées, la substance chromatique ne forme, le plus souvent, qu'une seule masse et on ne peut y compter les chromosomes. Parfois cependant, on voit, au stade de la plaque équatoriale, deux corpuscules chromatiques placés côte à côte qui se divisent en-

suite en quatre et chaque groupe de deux se dirige vers un pôle. Il est probable que le nombre des chromosomes est de deux.

Dans les filaments secondaires, on sait que les dicaryons se multiplient par divisions conjugées. Ces dernières ont généralement lieu dans les cellules terminales des filaments en croissance et dans les cellules intercalaires portant un jeune rameau (Pl. XVII, Fig. 3-5). Dans les espèces où les filaments secondaires sont bouclés, c'est l'anse qui se développe d'abord et qui indique l'endroit où va s'opérer la division conjugée. Elle a la forme d'un petit rameau qui se recourbe en arrière. Les deux noyaux se rendent au niveau de la boucle et y établissent les deux figures mitotiques, l'une dans le filament, l'autre dans la boucle. Chaque division nucléaire est régulièrement suivie d'un cloisonnement. L'anastomose de l'extrémité de la boucle avec la cellule inférieure se réalise soit avant, soit pendant, soit après la division conjugée, sans régularité dans une même espèce. Le résultat est le même : permettre au noyau-fils qui se trouve dans la boucle de gagner la cellule inférieure où il doit rejoindre son partenaire du dicaryon.

Chez *C. domesticus*, dont les filaments secondaires sont dépourvus de boucles, la division se fait d'une autre manière (Pl. XX). Nous avons rarement observé la disposition exactement parallèle des deux figures mitotiques de la division conjugée. Généralement, l'une dépasse plus ou moins l'autre. La cloison qui sépare les deux dicaryons-fils ne se forme que lorsque ceux-ci se sont éloignés. Nous avons même observé la disposition superposée des deux figures mitotiques de la division conjugée dans les filaments de ce Coprin, et la formation tardive de la cloison est certainement liée à ce fait et est nécessaire pour permettre aux deux paires de noyaux-fils de s'organiser en deux dicaryons. A en juger simplement d'après le calibre du filament et la taille des noyaux, on ne pourrait croire que deux noyaux puissent passer l'un à côté de l'autre

pour reformer deux dicaryons-fils. Pratiquement, l'élasticité de la membrane du filament et la plasticité du nucléoplasme permettent la réalisation d'une telle manœuvre. La formation de la cloison peut être considérablement retardée de façon qu'il en résulte un filament apocytique, mais à noyaux appariés en dicaryons. Au fur et à mesure que le filament se développe dans sa partie terminale, il se cloisonne successivement dans sa partie postérieure en cellules dont chacune renferme un dicaryon.

Les divisions conjuguées sont toujours des mitoses typiques. A cause de la petitesse du noyau, il est impossible de suivre l'évolution de la chromatine au cours de la cinèse. Parfois, la substance chromatique se présente sous une seule masse. Assez souvent, on voit nettement à la métaphase, deux corpuscules chromatiques disposés côte à côte dans le plan médian du fuseau, et à l'anaphase également deux corpuscules chromatiques se dirigeant vers chaque pôle du fuseau où se trouve un centrosome. Les deux corpuscules représentent vraisemblablement deux chromosomes. Le nucléole n'est pas visible au cours de la division nucléaire.

Dans les cellules des premières hyphes tertiaires de *C. tomentosus*, le nombre des noyaux est variable. Il peut être d'un, deux, ou davantage. Dans les petits massifs primordiaux, plus ou moins développés, on trouve que les articles de la masse centrale sont généralement binucléés. Ils sont de forme cylindrique et riches en protoplasme. Par contre, les cellules de la région périphérique possèdent un nombre de noyaux variable et sont souvent en forme de tonnelet et pauvres en protoplasme. Les noyaux des cellules les plus externes de l'enveloppe générale sont les premiers à subir la dégénérescence. Souvent, ils se fragmentent, d'abord en un grand nombre de petits granules chromatiques et disparaissent ultérieurement avec leur protoplasme. Les cellules internes des hyphes périphé-

riques gardent longtemps leurs noyaux disséminés irrégulièrement dans le protoplasme très vacuolisé.

Dans les primordiums des espèces étudiées, issus d'un mycélium primaire ou d'un mycélium secondaire, les cellules du pied sont tout d'abord binucléées. Elles deviennent plus tard plurinucléées, généralement à partir de la base du pied, au moment où celui-ci commence à s'allonger. Il semble que la multiplication des cellules du pied soit liée à l'état binucléé. Chez *C. tomentosus*, au moment où la multiplication des cellules du pied est à peu près terminée, par exemple dans un primordium atteignant 2 millimètres de diamètre, presque toutes les cellules du pied sont devenues plurinucléées. Les noyaux se groupent souvent au centre de la cellule. Dans les articles plus allongés d'un pied développé, les noyaux sont disséminés irrégulièrement dans le protoplasme qui est devenu peu abondant et souvent rétracté en traînées à travers les grandes vacuoles.

Dans un pied à développement hâtif, chez *C. Hendersonii* par exemple, ces stades peuvent s'observer dans une seule préparation d'un échantillon approprié. Si l'on en examine une coupe longitudinale, on voit que les cellules sont jeunes, petites, chromophiles et binucléées au sommet du pied ; mais à mesure qu'on avance vers la base, elles se montrent de plus en plus âgées, grandes, à protoplasme de plus en plus vacuolisé et à noyau en nombre plus élevé.

Dans la plupart des cas, lorsque les arêtes des feuillets viennent se souder à la surface du pied, on peut facilement distinguer les articles de la trame des feuillets, qui sont allongés, cylindriques et binucléés, de ceux du pied, plus larges et, généralement, plurinucléés (Pl. XIV, Fig. 1).

Chez *C. micaceus*, la cavité annulaire est très étroite, les arêtes des feuillets arrivent donc plus rapidement au contact du pied. A ce stade, les cellules de la partie supé-

rière du pied sont encore jeunes, cylindriques et binucléées (Pl. XIX, Fig. 2). Dans ce cas, il est très difficile de les distinguer de celles de la trame des feuillets qui viennent s'y joindre. On se trouve donc embarrassé lorsqu'on veut connaître l'origine des feuillets, à moins d'avoir à sa disposition des échantillons plus jeunes.

Les articles de la trame du chapeau et des feuillets sont primitivement binucléés, mais ils deviennent souvent plurinucléés vers la fin.

Les hyphes palissadiques, qui sont généralement les plus chromophiles et tapissent l'hyménophore au cours de son développement, sont toujours constituées par des cellules binucléées. Nous avons vu, plus haut, qu'il y a deux modes différents de formation de l'hyménium. Dans les espèces où les hyphes superficielles des feuillets se différencient directement en éléments hyméniaux, les cellules qui deviendront les pseudoparaphyses, perdent leur colorabilité, tandis que celles qui évolueront en basides restent très chromophiles. Toutes ces cellules présentent deux noyaux ; seulement ceux des pseudoparaphyses ne se voient que dans les préparations surcolorées.

Dans les cas où les basides prennent naissance sous l'assise superficielle, les éléments de cette dernière sont peu chromophiles et leurs noyaux, deux dans chaque cellule, colorés à l'hématoxyline, se décolorent au début de la régression.

Les cystides présentent souvent un grand nombre de noyaux dans leur protoplasme très vacuolisé et peu colorable.

La suite de l'évolution nucléaire a été étudiée chez les *C. tomentosus*, *Hendersonii* et *lagopus*.

Toutes les jeunes basides nées de carpophores issus indifféremment d'un mycélium primaire ou d'un mycélium secondaire, possèdent invariablement deux noyaux (Pl. XIII, Fig. 1, 2 ; Pl. XIV, Fig. 3 ; Pl. XVI, Fig. 3, 13).

Généralement vésiculeux, avec un nucléole fortement coloré, les deux noyaux de chaque baside se fusionnent ensuite en un gros noyau diploïde (Pl. XIII, Fig. 3; Pl. XIV, Fig. 4; Pl. XVI, Fig. 4, 5, 14, 15). Cette fusion nucléaire, remarquons-le, qui caractérise la fécondation chez ces champignons, est surtout significative dans les fructifications des cultures primaires, parce qu'elle y indique incontestablement la présence de la sexualité normale.

Ordinairement, le noyau diploïde subit deux divisions successives pendant lesquelles s'effectue la réduction chromatique, pour donner les quatre noyaux haploïdes destinés à entrer chacun dans une des quatre basidiospores.

Le noyau double se trouve d'abord dans la partie centrale de la baside. Puis, il atteint la partie supérieure qui, souvent, s'élargit à ce moment. A cause de sa taille relativement grande (de 3 à 5 μ de diamètre dans ces espèces), il peut être observé sur le vivant sous forme d'une sphère homogène, avec le nucléole plus réfringent. Après fixation et coloration, le nucléole est fortement coloré, le nucléoplasme reste hyalin, souvent avec quelques granulations ou filaments chromatiques.

La prophase de la première division est représentée par la formation des chromosomes. Chez les *C. tomentosus* et *lagopus*, quand la membrane nucléaire et le nucléole ont disparu, quatre chromosomes se forment au sein du nucléoplasme hyalin (Pl. XIII, Fig. 4; Pl. XVI, Fig. 16). Chez *C. Hendersonii*, le nucléoplasme du noyau diploïde devient, à un moment donné, plus chromophile que le cytoplasme (Pl. XVI, Fig. 6). Puis, apparaissent dans le noyau, surtout à la périphérie et en nombre variable (12 à 16), de petits corpuscules chromatiques (Pl. XVI, Fig. 7). A ce stade, le nucléoplasme est encore entouré par une membrane nucléaire alors que le nucléole ne se voit plus. A des stades ultérieurs, tandis que la mem-

brane nucléaire se dissout et que le nucléoplasme redevient clair, le nombre des corpuscules chromatiques se réduit à quatre, mais dans ce cas, ils sont plus gros. On pourrait supposer que ceux-ci résultent de la réunion des petits, lesquels correspondraient aux protochromosomes décrits par MAIRE [59]. Ainsi, le nombre des chromosomes du noyau diploïde serait probablement de quatre.

Le fuseau achromatique de la première division se forme au centre de la partie supérieure de la baside et, généralement, selon un plan transversal par rapport à cet organe (Pl. XIII, Fig. 5-9 ; Pl. XVI, Fig. 9, 10, 16, 17), mais qui peut être parfois plus ou moins oblique. Deux centrosomes, qui marquent les deux pôles du fuseau, sont souvent appliqués contre la membrane de la baside. Dans quelques préparations de *C. tomentosus* et de *C. lagopus*, les quatre chromosomes s'unissent deux à deux et se confondent, formant deux chromosomes bivalents à la plaque équatoriale du fuseau (Pl. XIII, Fig. 5). Ils se séparent ensuite de nouveau, et deux chromosomes se dirigent vers chaque pôle (Pl. XIII, Fig. 6-9 ; Pl. XVI, Fig. 17). Chez *C. Hendersonii*, nous avons vu également deux chromosomes à chaque pôle du fuseau à l'anaphase de la première division (Pl. XVI, Fig. 10). Deux noyaux-fils se constituent aux extrémités du fuseau (Pl. XIII, Fig. 10 ; Pl. XVI, Fig. 11).

Ces deux noyaux ne tardent pas à se diviser simultanément. Les deux fuseaux se forment généralement aux endroits mêmes où les noyaux se sont constitués ; ils sont parallèles et disposés dans un plan transversal de la baside. Il s'ensuit qu'il n'est pas aisé de chercher la double division dans les coupes transversales des feuillets, ces coupes passant précisément par les plans longitudinaux des basides ; mais on peut, au contraire, la trouver facilement dans les coupes transversales de ces organes (Pl. XIII, Fig. 11). Comme le fuseau de la première division du noyau de fusion peut être assez

fréquemment plus ou moins oblique, la double mitose peut également être observée dans quelques coupes longitudinales des basides (Pl. XIII, Fig. 12 ; Pl. XVI, Fig. 18). Parfois, les deux fuseaux ont des axes non parallèles. Dans tous les cas, deux chromosomes apparaissent au milieu de chaque fuseau ; ils se divisent en quatre, et deux se dirigent vers chaque pôle pour y constituer un noyau-fils.

D'après ce que nous venons de décrire, la réduction numérique des chromosomes s'effectue au cours de la première division du noyau de fusion ; la deuxième division est équationnelle.

Les stérigmates n'apparaissent qu'après la formation des quatre noyaux (Pl. XIII, Fig. 13, 14 ; Pl. XVI, Fig. 12). Les spores se développent à leur extrémité sous forme d'un petit renflement (Pl. XIII, Fig. 15 ; Pl. XIV, Fig. 5 ; Pl. XVIII, Fig. 3). Elles sont d'abord sphériques et hyalines, mais, en grossissant, elles prennent peu à peu leur forme et leur teinte spécifiques (Pl. XIII, Fig. 16, 17 ; Pl. XVIII, Fig. 4).

Le passage des noyaux dans les spores a généralement lieu assez tard. Chez *C. Hendersonii* et *C. lagopus*, les noyaux s'acheminent vers les spores au moment où la membrane de celles-ci commence à se colorer. Dans la dernière espèce, les spores ont alors déjà la forme elliptique (Pl. XVIII, Fig. 4). Le passage des noyaux dans les spores est plus tardif chez *C. tomentosus* ; il a lieu au moment où les spores ont à peu près acquis la taille et la couleur qu'elles présentent à leur maturité (Pl. XIII, Fig. 16, 17).

Généralement, les quatre noyaux d'une même baside ne s'engagent pas simultanément dans les spores mais successivement et sans ordre apparent. Etant donné le calibre extrêmement ténu du stérigmate, le noyau ne peut y pénétrer tel quel ; il subit toujours une déformation et un étirement à la traversée du petit canal (Pl. XIII,

Fig. 16, 17). La déformation est, en général, très poussée, si bien que le noyau ne paraît conserver aucune structure. La membrane nucléaire devient invisible. Le nucléoplasme, sans contour bien défini, se présente en une masse chromatique de forme irrégulière, souvent en une traînée plus ou moins longue à travers le canalicule. Le noyau se reconstitue plus ou moins tôt après son entrée dans la spore.

Dans les coupes d'un hyménium âgé, on peut voir les spores à tous les degrés de maturation. Nous avons observé, dans un certain nombre de spores de *C. tomentosus* et de *C. lagopus*, une division du noyau, et dans d'autres, deux noyaux constitués (Pl. XIII, Fig. 18 ; Pl. XIV, Fig. 6 ; Pl. XVIII, Fig. 5). Il y a lieu de croire que les spores mûres de ces espèces possèdent deux noyaux.

Nous avons vu plus haut que dans nos cultures des *C. tomentosus*, *Hendersonii* et *lagopus*, se développent des carpophores partiellement ou complètement stériles. Une très grande partie ou la totalité des basides ne produisent pas de stérigmates et, par conséquent, pas de spores. Ces carpophores anormaux ne présentent pas d'autres particularités qui permettent de les distinguer des fructifications normales. Au point de vue cytologique, aucune différence n'est observable jusqu'après la fusion nucléaire dans la baside. Dans les trois espèces étudiées, les aspects cytologiques des basides stériles se montrent différents. Chez *C. tomentosus*, les coupes des feuilletts blanchâtres d'un chapeau étalé montrent que toutes les basides présentent un gros noyau de fusion. Le développement des basides s'arrête à ce stade. Un chapeau partiellement stérile de *C. Hendersonii* présente des basides à développement varié. Un nombre très restreint d'entre elles portent quatre spores déjà mûres, toutes les autres sont sans stérigmates. Parmi les basides stériles, les unes sont au stade du noyau de fusion qui se distingue surtout par sa taille plus grande, les autres, plus avancées, pré-

sentent deux ou quatre petits noyaux. Chez *C. lagopus*, le contenu cellulaire des basides stériles s'altère de bonne heure et se colore irrégulièrement en noir par l'hématoxyline. Quelques-unes révèlent deux ou quatre noyaux dans leur cytoplasme altéré. En tout cas, malgré la stérilité partielle ou complète, le phénomène essentiel de la fécondation est tout à fait normal, représenté par la fusion nucléaire dans la baside.

CHAPITRE VII.

Le vacuome.

Le nom de vacuome a été créé en 1919 par P.-A. DANGEARD [24] pour désigner l'ensemble des vacuoles ; c'est une des formations constantes de la cellule végétale. La conception de l'autonomie et de la continuité du système vacuolaire a été exposée dès 1916 [23], à la suite des recherches de ce savant et se trouve aujourd'hui considérablement développée grâce aux travaux importants de nombreux auteurs parmi lesquels il faut citer, en particulier, Pierre DANGEARD. La conclusion principale de son mémoire [26] concernant l'origine des vacuoles, est que toute vacuole provient d'une vacuole préexistante et ne se forme jamais *de novo*. Certains auteurs, entre autres GUILLIERMOND [33], M^{lle} CASSAIGNE [42], tout en reconnaissant que de très petites vacuoles peuvent provenir de vacuoles plus importantes par bourgeonnement ou par fragmentation, soutiennent qu'elles peuvent aussi résulter d'une néoformation au sein du protoplasme.

Nous nous sommes proposé, ici, d'utiliser le matériel de nos cultures pour suivre l'évolution morphologique du vacuome afin de trouver quelques indications concernant l'origine des éléments vacuolaires primordiaux. Les espèces étudiées à ce point de vue, sont les *C. tomentosus* et *lagopus*.

Dans les filaments mycéliens examinés sur le vivant, sans coloration, seules les vacuoles relativement grandes sont facilement discernables. Le liquide vacuolaire prend

une teinte très légèrement bleutée. L'observation des vacuoles minuscules se trouve singulièrement facilitée par la méthode des colorations vitales qui met en évidence la totalité du vacuome.

Dans l'ampoule germinative, le protoplasme paraît dense et homogène. Ce n'est qu'à l'aide d'une coloration vitale que l'on arrive à y révéler la présence d'un vacuome primordial représenté par quelques vacuoles élémentaires en forme de fins granules, à contenu concentré (Fig. 16, A, B). Ces vacuoles se colorent en rouge par le rouge neutre, présentent de faibles mouvements browniens et se déplacent légèrement dans le protoplasme.

Au fur et à mesure que le tube germinatif se développe, les jeunes vacuoles, en s'hydratant, grossissent progressivement. Les phénomènes de l'évolution vacuolaire vont devenir de plus en plus intéressants (Fig. 16, C, D).

Le chromidium prend bientôt une coloration rose plus ou moins intense; il précipite en endochromidies sphériques colorés en rouge, de taille et de nombre variables. Ces corpuscules sont animés de vifs mouvements de trépidation, parcourent la cavité vacuolaire, se heurtent les uns les autres, et présentent fréquemment des phénomènes de fusion et de fragmentation. Ils peuvent encore quitter la vacuole en entraînant un peu de liquide et constituer de petites vacuoles.

Dans un tube germinatif suffisamment allongé, le protoplasme devient moins dense à la base du filament où les vacuoles manifestent une tendance générale à s'unir pour en former de plus grandes (Fig. 16, D). Celles-ci sont de forme plus ou moins arrondie et leur diamètre peut à peu près atteindre le calibre du filament. A côté d'elles, se trouvent quelques petits vacuoles qui peuvent rester isolées. Les grandes vacuoles peuvent émettre, à certains moments, de petites vacuoles par bourgeonnement ou par projection. Ces dernières peuvent rester plus ou moins longtemps immobiles et indépendantes, ou se fusionner

bientôt avec une vacuole quelconque, ou encore tomber dans un courant protoplasmique qui les entraîne dans une autre partie du filament.

Vers l'extrémité du filament, où le protoplasme est relativement plus dense, les vacuoles sont généralement de faibles dimensions, présentent une activité intense et changent rapidement de forme. Les unes présentent des trépidations, d'autres se déplacent plus ou moins activement, se heurtent, se fusionnent, s'écrasent, se déforment, s'allongent en bâtonnets ou même en filaments ténus qui peuvent parfois s'anastomoser en un réseau très éphémère et se briser brusquement en donnant de nombreuses petites vacuoles en forme de fins granules. Celles-ci vont recommencer incessamment une nouvelle série de transformations. La transformation est si rapide que tous ces phénomènes peuvent se passer en quelques secondes. De temps en temps, quelques petites vacuoles, entraînées par des courants protoplasmiques, descendent vers la base du filament et viennent s'incorporer aux vacuoles sous-jacentes. Les petites vacuoles résultant d'une fragmentation sont souvent dépourvues d'endochromidie. Lorsque ces petits éléments vacuolaires sont de taille très réduite et que le chromidium est très faiblement coloré, leur nature vacuolaire pourrait être négligée dans une observation de courte durée qui ne permet pas d'établir leur continuité avec d'autres vacuoles facilement reconnaissables.

Dans un mycélium développé, le vacuome affecte des aspects variés suivant l'âge des filaments. Dans la partie terminale des hyphes en pleine croissance, le protoplasme est relativement plus dense qu'ailleurs. Les vacuoles qui s'y trouvent, généralement de faibles dimensions, sont le siège de transformations rapides comme nous avons pu le constater dans le tube germinatif.

Plus en arrière, les vacuoles diminuent en nombre mais augmentent de volume par suite de fusion et d'hydratation. Les cellules âgées ne contiennent qu'une couche pariétale

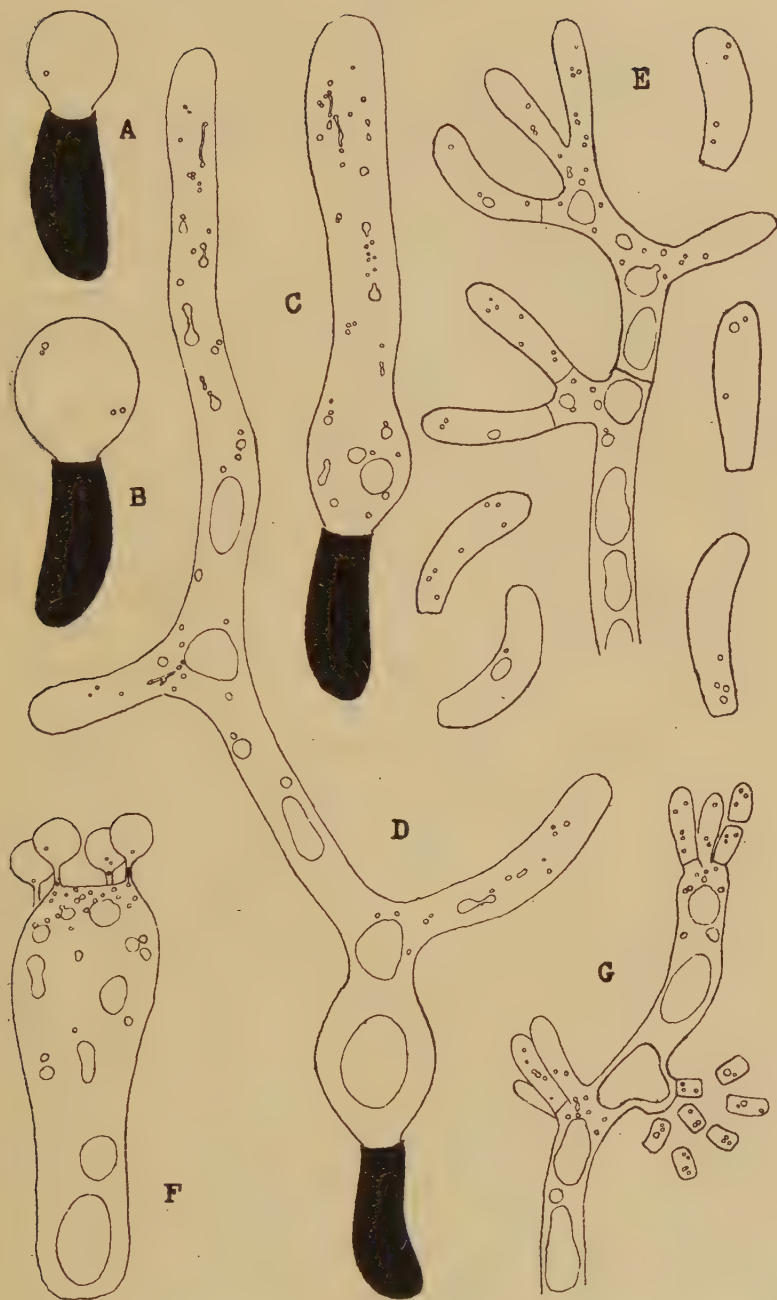


FIG. 16. — Vacuome. A-F, *Coprinus tomentosus*; G, *Coprinus lagopus*. Gr. : 2.600.

mince de protoplasme entourant une grande vacuole centrale.

Dans la formation d'un rameau latéral, le vacuome s'y introduit généralement par migration (Fig. 16, D.). Le protoplasme s'accumule d'abord dans le bourgeon latéral qui, à ce moment, ne présente pas d'élément vacuolaire. Les mouvements protoplasmiques qui assurent le développement du rameau, déterminent la production de nombreuses petites vacuoles aux dépens des vacuoles préexistantes dans le filament principal, au voisinage de la bifurcation. Ces petites vacuoles passent, les unes après les autres, entraînées par des courants protoplasmiques, dans le rameau au fur et à mesure que celui-ci s'allonge. Des observations prolongées ne nous ont jamais montré une néoformation de petites vacuoles. Celles-ci proviennent toujours des vacuoles plus importantes du filament principal, par bourgeonnement, fragmentation et migration.

La question de la continuité du vacuome de cellule en cellule ne se pose pas pour les filaments végétatifs du mycélium dont les articles sont ordinairement de grande longueur et contiennent toujours beaucoup de vacuoles facilement observables. Il en est autrement lorsqu'il s'agit de la formation des oïdies qui sont de faibles dimensions. C'est là, un stade critique en ce qui concerne la transmission du vacuome de cellule en cellule et de génération en génération.

Chez *C. tomentosus*, les oïdies sont constituées par des baguettes entières portées sur l'oïdiophore. De très petites vacuoles, qui doivent leur naissance aux vacuoles de l'oïdiophore, s'engagent dans les oïdies pendant leur développement (Fig. 16, E). Après la formation de la cloison basilaire, chaque oïdie contient quelques très petites vacuoles. Elles peuvent rester indépendantes les unes des autres, ou s'unir en une ou deux vacuoles de dimensions plus grandes. Il n'y a pas d'oïdies sans vacuome.

On sait que chez *C. lagopus*, les baguettes portées par

l'oïdiophore ne constituent pas directement des oïdies ; ces dernières se forment par fragmentation transversale, ce qui donne des cellules plus petites (fig. 16, G). Il n'est pas toujours facile d'observer la transmission du vacuome dans ces petits éléments de propagation. Les baguettes reçoivent, évidemment, leurs éléments vacuolaires de l'oïdiophore, comme chez *C. tomentosus*. La répartition des petites vacuoles dans les oïdies nécessite des examens répétés et prolongés. Lorsque le vacuome d'une baguette non cloisonnée est formé par des petites vacuoles disséminées dans la cellule, ce qui est le cas le plus fréquent, il n'est pas question de la distribution de ces vacuoles dans les cellules-filles, à la suite d'un cloisonnement. Parfois, les petites vacuoles d'une baguette se fusionnent en une ou deux vacuoles de taille plus grande. Dans ce cas, il y aurait bien des chances pour qu'un cloisonnement donnât tout le vacuome à une des cellules-filles, tandis que l'autre n'en reçût point. Un tel fait rendrait acceptable la possibilité de la néoformation du vacuome ; il n'a cependant jamais été observé. Avant la formation d'une cloison au milieu de la baguette, il y a toujours multiplication vacuolaire par bourgeonnement ou par fragmentation. Toute oïdie est pourvue d'un vacuome qui s'hydrate et se développe quand elle germe et produit un nouveau mycélium.

Un second point important concernant la continuité du vacuome, se trouve dans la transmission de cette formation de la baside aux spores. Les observations ont été faites dans des coupes de l'hyménium sur le vivant. Au stade où les basides commencent à former les spores, les cellules de la trame et les pseudoparaphyses sont déjà très vacuolisées. Les basides présentent un protoplasme relativement dense et l'activité du vacuome s'y traduit par des transformations rapides. Il existe souvent une ou deux grandes vacuoles dans la partie inférieure de la baside et un nombre plus ou moins élevé de petites dans la partie supérieure. Malgré la courte durée dont on dispose pour les observations

vitales avant l'altération de la cellule, on peut toujours voir des phénomènes de fusion et de fragmentation. Les spores de prime jeunesse présentent un protoplasme homogène, dépourvu de vacuole. Au fur et à mesure de leur accroissement, le protoplasme de la baside s'y déverse continuellement, entraînant quelques vacuoles minuscules formées au voisinage des stérigmates (Fig. 16, F). On peut aussi observer, parfois, une bipartition ou un bourgeonnement avec étirement dans le canalicule du stérigmate.

Avant que l'épaississement de la membrane rende inobservable l'intérieur de la spore, on peut se rendre compte que le vacuome se présente toujours en un nombre variable de petites vacuoles en forme de fins granules. Malgré la lacune qu'on trouve dans l'aspect du vacuome de la spore mûre, nous pensons qu'il n'y a pas lieu de douter de la continuité du vacuome de la spore avec celui du filament germinatif. Nos observations n'apportent aucune preuve de la possibilité d'une néoformation du vacuome.

CHAPITRE VIII.

Le cytome.

On sait que sous le terme de chondriome étaient rangées des formations cytoplasmiques de nature très différente les unes des autres. Le démembrement de ce groupement hétérogène par P.-A. DANGEARD [24] en systèmes distincts tel que plastidome, vacuome et cytome, marque certainement un des plus grands succès dans la cytologie végétale.

D'après la terminologie de ce savant [25], le cytome comprend l'ensemble des cytosomes qui correspondent aux chondriosomes ordinaires ou inactifs de certains auteurs. Dans le domaine de la mycologie, cette formation a été beaucoup mieux étudiée chez les Siphomycètes et chez les Ascomycètes. Nous n'en savons que bien peu de chose encore chez les Basidiomycètes. Malheureusement, nous n'avons pas pu distinguer ces petits éléments cytoplasmiques dans les hyphes sur le vivant, ni les mettre en évidence avec la méthode des colorations vitales. Nos observations n'ont donc porté que sur du matériel fixé et coloré suivant la méthode de Regaud. Les cytosomes prennent, dans nos préparations, une teinte noir foncé. Les espèces étudiées sont les suivantes : *C. tomentosus* et *C. lagopus*.

Dans les ampoules germinatives, les cytosomes affectent presque exclusivement la forme de petits granules sphériques. Ils sont dispersés irrégulièrement dans le cytoplasme ou groupés dans un coin de l'ampoule.

On peut retrouver de tels cytosomes sphériques un peu

partout dans le mycélium, mais ils sont particulièrement abondants dans des parties jeunes où le protoplasme est relativement dense. Ainsi, dans les jeunes tubes germinatifs, ce sont toujours ces éléments sphériques qui se présentent en grand nombre, surtout vers l'extrémité (Pl. XIV, Fig. 2 ; Pl. XVIII, Fig. 1).

Quelquefois, on trouve dans ces tubes d'autres éléments un peu allongés en courts bâtonnets mélangés aux corpuscules sphériques.

De même, la partie terminale des filaments mycéliens en plein développement, renferme toujours des cytosomes sphériques en abondance, mélangés ou non à des courts bâtonnets.

Vers l'arrière, les éléments sphériques diminuent graduellement en nombre alors que les petits bâtonnets deviennent, à un moment donné, la forme dominante. Plus en arrière encore, dans les filaments où le vacuome est très développé et occupe une grande partie de leur axe central, on peut rencontrer des cytosomes filamenteux plus ou moins longs. Simples ou fourchus, droits ou sinueux, ils sont disposés suivant l'axe longitudinal de l'hyphe. Dans certains filaments mycéliens âgés, les cytosomes se présentent exclusivement sous la forme filamenteuse ; dans d'autres, ils sont mélangés à un petit nombre de sphérules et de courts bâtonnets.

Dans les oïdiophores, les cytosomes prennent, le plus souvent, la forme filamenteuse, alors que les oïdies renferment généralement des éléments plus ou moins courts ou sphériques (Pl. XIV, Fig. 7 ; Pl. XVIII, Fig. 2). Certaines figures montrent que ces derniers proviennent des éléments filamenteux de l'oïdophore par fragmentation.

Dans le carpophore, les cytosomes se présentent également sous diverses formes suivant les tissus et leur âge. Ils sont en forme de petits granules sphériques dans les cellules jeunes, riches en protoplasme, des régions en croissance du primordium ; en courts bâtonnets et en fila-

ments allongés dans les cellules de plus en plus âgées.

A partir du moment où a lieu la différenciation de l'hyménium, seules les jeunes basides possèdent un protoplasme relativement dense. Toutes les autres cellules sont très vacuolisées et offrent un cytome âgé représenté surtout par des éléments filamenteux (Pl. XIV, Fig. 3 ; Pl. XVIII, Fig. 3). Dans les basides, le cytome conserve longtemps sa jeunesse ; les cytosomes y sont principalement granuleux et mélangés à un petit nombre de courts bâtonnets (Pl. XIV, fig. 4, 5 ; Pl. XVIII, Fig. 4). Au fur et à mesure que les spores se développent, ils s'y transportent à travers les stérigmates de la même manière que les petites vacuoles.

C'est dans les grandes cellules sous-hyméniales et dans les pseudoparaphyses que les cytosomes présentent les formes les plus variées. On y trouve des sphérules et des petits bâtonnets, isolés ou arrangés en séries ; des filaments simples ou diversement fourchus, droits ou courbés de diverses manières ; des renflements vésiculeux, tantôt sur un point quelconque des éléments allongés, tantôt sur les éléments sphériques qui deviennent alors de véritables anneaux noirs entourant une sphère hyaline et dont les dimensions se trouvent considérablement augmentées.

Dans les basidiospores, les cytosomes se présentent principalement en granules sphériques, souvent mélangés à quelques petits bâtonnets, parfois avec un ou deux éléments vésiculeux (Pl. XIV, Fig. 6 ; Pl. XVIII, Fig. 5).

La présence constante dans toutes les cellules et la transmission immanquable dans les organes de propagation, semblent démontrer que le cytome constitue une formation cellulaire, comme le nucléome et le vacuome, dont l'autonomie et la continuité ne sont pas douteuses.

TROISIÈME PARTIE

LA SEXUALITÉ

La sexualité chez les champignons supérieurs a donné lieu à des interprétations divergentes. Chez les Basidiomycètes, aucune trace des organes sexuels, dont les vestiges existent encore chez certains Ascomycètes, n'a été observée, si bien que les anciens auteurs étaient arrivés à la conclusion que la sexualité faisait défaut dans ce groupe de champignons.

C'est à P.-A. DANGEARD [19] qu'est due l'importante découverte de la fusion nucléaire dans la baside, phénomène essentiel de la fécondation. Pour ce savant, l'acte sexuel est réduit chez les Basidiomycètes, comme chez les Ascomycètes, à l'extrême simplicité, représenté par l'union de deux gamètes semblables sous forme d'énergides, dans une même cellule.

Depuis cette découverte, on a remarqué que le mycélium fructifère des Basidiomycètes est généralement constitué par des cellules binucléées, et cet état s'étend sans interruption jusque dans la baside où les deux noyaux se fusionnent. L'origine du mycélium secondaire devait, dès lors, retenir l'attention des chercheurs.

En 1917, M^{lle} BENSAUDE [4] signala, pour la première fois, l'hétérothallisme chez les Basidiomycètes et conclut que pour que le mycélium d'une espèce hétérothallique acquière des cellules binucléées et puisse ultérieurement fructifier, la condition nécessaire et suffisante était que

deux thalles primaires de signe différent, c'est-à-dire de sexualité complémentaire, se trouvaient en contact. Il se fait entre une cellule d'un thalle et une cellule de l'autre une plasmogamie déterminant la formation d'un dicaryon. Des espèces hétérothalliques et homothalliques ont été ensuite enregistrées par KNIPEL, MISS MOUNCE, BRUNSWIK, VANDENDRIES, et d'autres auteurs.

Suivant l'origine du mycélium secondaire et considérant son apparition comme nécessaire pour la fructification normale des Basidiomycètes, on est amené à établir l'analogie entre l'hétérothallie et la dioecie, d'une part, entre l'homothallie et la monoecie, d'autre part. Ainsi, l'opinion courante admet actuellement que tout le tronçon à dicaryons constitue la diplophase ou le sporophyte du champignon, qui a pour origine un premier dicaryon dû à une fécondation plasmogamique. Selon cette manière de voir, le dicaryon est considéré comme l'équivalent d'un noyau diploïde à $2n$ chromosomes, formé par l'association de deux noyaux distincts sexuellement différenciés, et l'on n'attribue qu'une importance secondaire à la caryogamie qui, de toute nécessité, précède immédiatement la méiose. Le mycélium primaire, étant dépourvu de dicaryon et correspondant à l'haplophase ou au gamétophyte, ne devrait produire que des fructifications parthénogénétiques.

Si l'on considérait comme un œuf la cellule d'un mycélium hétérothallique où arrive un noyau étranger par anastomose et où s'établit un dicaryon, il serait possible d'assigner le sexe femelle à cette cellule et d'assimiler à l'organe mâle la cellule d'où provient le deuxième noyau qui contribue à la formation du dicaryon. Or, les études expérimentales et cytologiques ont montré que, grâce aux anastomoses réalisées entre les filaments de deux mycéliums primaires compatibles d'une espèce hétérothallique, il y a passage réciproque de noyaux des cellules d'un thalle dans celles de l'autre et chaque thalle donne lieu ainsi à la formation de dicaryons. HARNACK [38] caractérise d'iso-

gamie les copulations de ce genre. Il serait plus raisonnable d'y voir une inter-fécondation : chaque mycélium monospore possède à la fois les éléments mâles et femelles, mais ils ne réagissent réciproquement qu'avec ceux d'un autre thalle monospore compatible ; ce qui démolit cependant l'analogie entre l'hétérothallie et la dioecie.

Il n'est pas douteux qu'un mycélium homothallique est potentiellement hermaphrodite. Le premier dicaryon qui se forme généralement au cours du développement du mycélium primaire, peut avoir une origine très précoce qui peut même remonter jusque dans la basidiospore mûre. Dans ce cas, chez *Hypochnus terrestris* [43, 1] par exemple, le noyau que la spore reçoit de la baside se divise dans la spore même et les deux noyaux-fils constituent le premier dicaryon. Il est bien possible que dans un mycélium d'une espèce homothallique, un dicaryon puisse également résulter directement d'une division nucléaire. Dans ce cas, on pourrait s'étonner, à bon droit, de se trouver en présence de ce fait singulier d'un phénomène de fécondation accompagnant une division nucléaire. Mais, évidemment, du fait qu'ici on a une mitose normale, on ne peut pas dire qu'il y a fécondation.

L'hypothèse d'une différenciation sexuelle des deux noyaux du dicaryon est également discutable. Elle repose exclusivement sur les résultats des recherches génétiques expérimentales, obtenus dans les confrontations des thalles monospermes des espèces hétérothalliques, et l'on considère généralement la répartition des facteurs héréditaires qui déterminent la compatibilité entre les thalles monospermes, comme la différenciation sexuelle. Chaque équipe de facteurs correspondrait à un sexe. C'est ainsi qu'on parle de bisexualité ou de quadrisexualité selon le nombre de groupes de thalles monospores qui se distinguent par la façon dont ils se comportent dans les confrontations expérimentales ; et la compatibilité générale entre thalles monospores de souches étrangères d'une même espèce, laisse

croire à la multisexualité chez chaque espèce hétérothallique. Chez les espèces homothalliques, cependant, une telle différenciation potentielle des deux noyaux du dicaryon n'existe pas ; serait-ce alors l'unisexualité ?

Il est difficile d'accepter la prétendue identité ou relation entre la répartition des facteurs hétérothalliques et la différenciation sexuelle, d'autant plus que les notions précédentes nous paraissent déconcertantes. En outre, l'instabilité et la dissociation éventuelle du dicaryon constituent un grand inconvénient pour assimiler ce dernier à une structure diploïde nucléaire. Au moment où le dicaryon se dissocie par retour de l'état secondaire à l'état primaire, on ne peut pas dire qu'il y a réduction chromatique. En conséquence, la formation et la dissociation du dicaryon ne constituent pas l'alternance des générations.

Contrairement à ce que prétend l'opinion prévalente, nous avons montré que l'absence du mycélium secondaire n'empêche pas la production de fructifications où les phénomènes cytologiques témoignent indéniablement de la présence de l'acte sexuel normal, même dans une espèce reconnue hétérothallique. Dans nos carpophores provenant d'un mycélium primaire, il n'est pas difficile d'observer la présence de deux noyaux dans toutes les jeunes basides et l'on ne peut guère réfuter la signification sexuelle de leur fusion en un gros noyau diploïde. Il est donc évident qu'un thalle monospore d'une espèce hétérothallique est potentiellement hermaphrodite comme l'est celui d'une espèce homothallique. La différenciation sexuelle des deux noyaux de la baside est certainement indiscutable. Il nous paraît que seuls les noyaux de la baside sont sexuellement différenciés. Tous les autres, y compris ceux des pseudoparaphyses qui ont pourtant la même parenté que les basides, ne le sont pas et ne se fusionnent jamais. Il s'ensuit que la baside est la seule cellule sexuelle, siège à la fois de la différenciation des deux gamètes, de la fécondation caryo-

gamique et de la réduction chromatique. Toutes les autres cellules sont purement végétatives.

Quant à la signification de la formation du dicaryon et de sa propagation par divisions conjuguées, nous n'en ignorons pas l'intérêt. Ce mécanisme nous paraît vraisemblablement avoir pour but de déterminer et, en même temps, d'éloigner l'affinité entre les deux noyaux gamètes de la baside. Dans le cas de la fructification d'un mycélium primaire, ce qui ne s'observe, en général, que dans les cultures artificielles, la formation du dicaryon semble nécessitée par la fructification et a lieu seulement au stade primordial du carpophore. Chez les espèces homothalliques, le dicaryon peut se former, soit dans la basidiospore elle-même, soit, plus ou moins tardivement, au cours du développement du mycélium primaire. La sélection de partenaires du dicaryon n'est pas connue dans cette catégorie. Chez les espèces hétérothalliques, si l'existence des phénomènes sexuels normaux dans les carpophores provenant du mycélium primaire, démontre nettement la potentialité hermaphrodite de leurs thalles monospores, il n'en est pas moins vrai qu'il y a une tendance générale à éviter l'auto-fécondation qui ne se produit que dans des conditions particulières. Dans ce but, la formation du dicaryon par l'emprunt d'un noyau étranger d'un autre thalle, grâce à l'anastomose mycélienne, s'adapte bien au mode de vie de ces champignons. Or, les anastomoses mycéliennes sont de nature purement végétative et peuvent être contractées indifféremment entre les hyphes d'un même thalle ou de thalles différents. C'est dans ces conditions qu'une sorte de biotactisme jouerait le rôle sélectif, basé sur les facteurs potentiels qui sont logés dans les noyaux et soumis aux lois de l'hérédité. A la suite de la ségrégation, pendant la réduction chromatique du noyau diploïde de la baside, le noyau de chaque spore d'une espèce hétérothallique renferme une équipe déterminée de facteurs que l'on retrouve dans tous les noyaux du même thalle monospore. Pour

éviter l'auto-fécondation, un dicaryon ne pourrait se former qu'à la rencontre de deux noyaux suffisamment différents par leurs facteurs potentiels. Cela est généralement vrai comme le montrent les résultats des confrontations expérimentales. Cependant, on constate, assez fréquemment, des cas de transformation spontanée en l'état secondaire, de thalles monospermes isolés des espèces hétérothalliques. Nous avons analysé un cas pareil chez *C. lagopus* et trouvé qu'il y a apparition d'une nouvelle équipe de facteurs non préexistants. On peut croire que, dans ce cas, un certain noyau du thalle monospore a subi une mutation et que ses facteurs sont tous modifiés. Malgré son origine homothallique, il a pu être ainsi pris pour un noyau étranger qualifié pour entrer dans la constitution d'un dicaryon.

Nous n'entrerons pas dans les détails des phénomènes compliqués de l'hétérothallisme. Nous nous bornerons à dire, en terminant, que, pour la formation du dicaryon et le développement du tronçon secondaire, une espèce hétérothallique exige seulement l'association de deux noyaux suffisamment différents par leur potentialité, sans d'ailleurs tenir compte de leur origine hétérothallique ou homothallique.

Quant à la sexualité, elle est caractérisée invariablement par la caryogamie dans la baside. Il n'empêche que le problème de l'hétérothallisme conserve tout son intérêt dans la biologie et la génétique des Basidiomycètes.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous résumerons sommairement, dans ce dernier chapitre, nos principales observations et les résultats auxquels elles nous ont conduit.

Nous avons fait desensemencements d'une dizaine d'espèces dont huit nous ont donné des germinations ; ce sont les *Coprinus tomentosus*, *Hendersonii*, *lagopus*, *micaceus*, *domesticus*, *comatus*, *atramentarius* et *picaceus* ; les trois premières ont pu compléter leur cycle évolutif dans nos cultures en produisant des fructifications plus ou moins abondantes.

Nous avons remarqué trois modes différents de formation des oïdies, selon les espèces. Le processus le plus simple se rencontre chez *C. micaceus* où les oïdies se forment simplement par fragmentation des hyphes ordinaires sans différenciation apparente. En passant par le type intermédiaire chez *C. lagopus*, où les cellules-mères des oïdies sont portées par des oïdiophores, ces éléments de propagation sont constitués directement par les bâtonnets entiers, par exemple, chez *C. tomentosus*.

Parmi les huit espèces cultivées, les cultures des *C. tomentosus*, *Hendersonii* et *atramentarius* sont toujours restées à l'état primaire, qu'elles aient été d'origine monospore ou polyspore. Les cinq autres espèces sont hétérothalliques et ont donné des cultures secondaires.

Le *C. domesticus* est bipolaire. Quatre thalles monospermes sur dix, soit 40 %, ont passé spontanément à l'état secondaire. Cette espèce diffère des autres par le fait

que son mycélium secondaire ne présente pas d'anses d'anastomose au niveau des cloisons.

Le *C. picaceus* est tétrapolaire. Nous en avons enregistré 10 cultures monospores sur 39, soit à peu près 25 %; qui se sont transformées spontanément en l'état secondaire. Dans les confrontations de thalles primaires monospores, deux thalles se sont comportés indépendamment des règles générales; l'un a réagi positivement avec deux thalles appartenant aux deux groupes antagonistes, l'autre s'est montré compatible avec tous les thalles congénères.

L'instabilité de l'état secondaire du mycélium et son retour à l'état primaire, ont été observés chez les *C. micaceus* et *comatus*. Parmi les thalles monospores de la première espèce, 14 sur 52, soit environ 27 %, se sont transformés indépendamment en l'état secondaire.

Nous avons fait de longues séries d'études expérimentales sur le *C. lagopus*. Nos résultats confirment ceux de BULLER, surtout en ce qui concerne la transformation d'un thalle primaire monospore en l'état secondaire lorsqu'il est mis au contact d'un thalle secondaire théoriquement incompatible. Nous en avons donné une explication vraisemblable en supposant qu'une transformation de ce genre, toujours lente, souvent irrégulière et incomplète, pouvait être due à l'invasion et à la propagation des dicaryons du thalle secondaire dans le thalle primaire.

Nos études expérimentales nous ont également montré qu'une mutation peut se produire au sein d'un noyau quelconque, soit de celui reçu par la spore de la baside, soit d'un des innombrables noyaux du mycélium. Dans le premier cas, le thalle entier, provenant de la spore, peut être doué d'une potentialité toute particulière, de sorte qu'il peut réagir positivement avec tous les thalles monospores congénères. Dans le second cas, la mutation peut être la cause d'une transformation indépendante d'un thalle primaire monosperme en l'état secondaire.

Nous avons obtenu des fructifications normales dans les cultures primaires des *C. tomentosus*, *Hendersonii*, ainsi que dans les cultures secondaires de *C. lagopus*. Il s'est produit dans ces mêmes cultures, et aussi dans les cultures primaires de cette dernière espèce, des carpophores partiellement ou complètement stériles. Nous ignorons la cause de cette stérilité. Mais ce que nous pouvons dire, c'est que l'état primaire du mycélium n'est certainement pas responsable de cette anomalie qui s'observe également dans les cultures secondaires, et que l'état secondaire du mycélium ne constitue pas une condition nécessaire pour la fructification normale. Des carpophores rudimentaires ont été observés dans quelques cultures des *C. micaceus*, *picaceus* et *atramentarius*.

Au point de vue du développement du carpophore, nous avons particulièrement étudié l'origine et le mode de formation des feuillets. Nos observations ont porté sur les espèces suivantes : *C. tomentosus*, *C. Hendersonii*, *C. lagopus*, *C. micaceus*, *C. atramentarius* et *C. domesticus*. Dans toutes ces espèces, le primordium de l'hyménophore est toujours constitué par des hyphes chromophiles formant une assise palissadique, d'abord unie et continue, tapissant la surface inférieure du chapeau primordial ; et c'est par plissement progressif de cette assise, que les feuillets se développent dans le sillon annulaire. Nous ne croyons pas qu'il y ait des Coprins dont les feuillets se développent d'une autre manière.

Dans la formation de l'hyménium, deux modes différents ont été observés chez les six espèces susmentionnées. Chez les *C. tomentosus*, *Hendersonii* et *domesticus*, les hyphes chromophiles sont toujours à la surface des feuillets et se différencient directement en éléments hyméniaux : basides et pseudoparaphyses. Chez les trois autres espèces, les hyphes superficielles des feuillets deviennent, plus ou moins tôt, peu colorables et celles qui les surmontent immédiatement, formant l'assise sous-hymé-

niale, sont très chromophiles et fourniront ultérieurement les basides.

Dans l'évolution nucléaire de ces champignons, nous faisons remarquer ici les principaux points suivants.

Les jeunes thalles provenant de la germination des basidiospores restent plus ou moins longtemps à l'état apocytique. Les cloisons se forment tardivement dans les filaments âgés et paraissent indépendantes des divisions nucléaires.

Dans les mycéliums primaires développés, les hyphes en pleine croissance, à la périphérie du thalle, sont toujours constituées par des articles très longs et apocytiques. Elles s'anastomosent fréquemment et forment un réseau à l'état de siphon continu. Ce système favorise, évidemment, le passage des noyaux dans la transformation progressive du thalle primaire en l'état secondaire.

Dans les filaments primaires en voie de transformation, la présence du dicaryon ne peut être observée qu'au moment d'une division conjuguée qui n'a lieu, en général, qu'à l'extrémité du filament.

Chez *C. domesticus*, la division conjuguée se fait sans la formation d'anse d'anastomose. Les deux figures mitotiques peuvent être parallèles ou plus ou moins écartées. Le cloisonnement peut être retardé, si bien qu'il peut en résulter des articles apocytiques, mais à noyaux appariés en dicaryons. Les filaments secondaires régulièrement bouclés chez les autres espèces, sont à cellules régulièrement binucléées ; chaque division nucléaire est toujours suivie d'un cloisonnement cellulaire.

Dans les fructifications de nos cultures, qu'elles prennent naissance sur mycélium primaire ou secondaire, toutes les jeunes basides sont à deux noyaux qui se fusionnent ensuite en un gros noyau diploïde. La fécondation est tout à fait normale. L'exemple est démonstratif surtout avec le *C. lagopus*, espèce reconnue hétérothallique. Il est donc évident qu'on ne doit pas confondre l'hétérothallisme

avec la sexualité. Tout thalle monospore d'une espèce hétérothallique ou homothallique, est sexuellement parfait et peut produire des fructifications avec fécondation normale.

Cependant, nous n'ignorons pas l'importance de la formation du dicaryon et de sa propagation par divisions conjuguées dont la signification vraisemblable est, pour nous, de déterminer et d'éloigner la parenté des noyaux gamètes et, chez les espèces hétérothalliques particulièrement, d'éviter l'auto-fécondation.

L'évolution nucléaire dans la baside a été étudiée chez les *C. tomentosus*, *Hendersonii* et *lagopus*. Nous avons constaté principalement que le nombre des chromosomes du noyau double est de quatre pour toutes ces espèces et que la réduction a lieu pendant la première division du noyau de fusion.

Nous avons également étudié le vacuome et le cytome chez les *C. tomentosus* et *lagopus*. Nos observations semblent confirmer l'autonomie et la continuité de ces deux formations constantes de la cellule végétale.

APPENDICE

Un mémoire intéressant de QUINTANILHA [67] a paru au moment où nous terminions notre manuscrit. Son auteur propose une hypothèse susceptible, selon lui, d'expliquer d'une manière plausible le phénomène de BULLER consistant dans la transformation d'un thalle primaire monosperme en l'état secondaire, lorsqu'il est mis en contact avec un thalle secondaire théoriquement incompatible ; par exemple dans la confrontation $(Ab) \times (AB + ab)$. Cette hypothèse consiste en ceci : sous l'influence de la présence d'un noyau (Ab) , il pourrait se produire un échange de matière entre les deux noyaux du dicaryon $(AB + ab)$ en voie de division conjuguée de telle sorte qu'il en résulte un dicaryon-fils n'ayant plus la formule primitive $(AB + ab)$, mais $(Ab + aB)$ dont le noyau (aB) est compatible avec les noyaux (Ab) du thalle primaire en présence et peut ainsi transformer ce dernier en l'état secondaire.

Disons tout de suite que cette hypothèse ne nous paraît pas plausible. Nous n'avons qu'à répéter que la transformation d'un thalle primaire monospore en l'état secondaire lorsqu'il est confronté avec un thalle secondaire incompatible, est toujours beaucoup plus lasse que d'ordinaire, souvent irrégulière et incomplète. Nous avons également dit que s'il y avait réellement formation d'un nouveau noyau compatible avec ceux du thalle primaire, celui-ci aurait dû se transformer rapidement et normalement en l'état secondaire. Or, cela n'est jamais

le cas. Nous croyons pouvoir dire que notre interprétation est vraisemblable : une transformation de ce genre est due à l'invasion et à la propagation des dicaryons du thalle secondaire dans le thalle primaire. En effet, nous avons vu quelques figures cytologiques (Pl. XVII, Fig. 2, 3) qui démontrent l'entrée des noyaux conjugués d'un thalle secondaire et leur propagation dans les filaments d'un thalle primaire dont nous connaissons la potentialité incompatible par nos études expérimentales.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ADAMS (J. F.). — Origin and development of the lamellae in *Schizophyllum commune* (*Mem. Torrey Bot. Club*, XVII, p. 326-333, 1918).
2. ATKINSON (G. F.). — The development of *Amanitopsis vaginata* (*Ann. Myc.*, XII, p. 369-392, 1914).
3. — Origin and development of the lamellae in *Coprinus* (*Bot. Gaz.*, LXI, p. 89-130, 1916).
4. BENSAUDE (M.). — Sur la sexualité chez les champignons Basidiomycètes (*Comp. Rend. Acad. Sci.*, CLXV, p. 286-289, 1917).
5. — Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes. Thèse Paris, 1918.
6. BREFELD (O.). — Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. Heft 3, Basidiomyceten I. Leipzig, 1877.
7. BRUNSWIK (H.). — Ueber die Sexualitätsverhältnisse bei den Basidiomyceten (*Verh. Zool. bot. Ges.*, LXXIII, p. 153-154, 1923).
8. — Neuere Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse bei den Pilzen (*Zeitschr. f. Ind. Abst.-und Vererbungsl.*, XXXIV, p. 214-228, 1924).
9. — Untersuchungen über die Geschlechts-und Kernverhältnisse bei der Hymenomyceten-gattung *Coprinus* (*Bot. Abhandl.*, v. Göebel, V, p. 1-152, 1924).
10. — Die Reduktionsteilung bei den Basidiomyceten (*Zeitschr. f. Bot.*, XVIII, p. 481-498, 1926).
11. BULLER (A. H. R.). — Researches on fungi. 4 vol. London, 1909-1931.
12. CASSAIGNE (Y.). — Origine et évolution du vacuome chez quelques champignons (*Rev. Gén. Bot.*, XLIII, p. 140-167, 1931).
13. CHAMBERLAIN (C. J.). — Methods in plant histology. Chicago, 1928.
14. CHOW (C. H.). — Sur le développement du carpophore chez *Coprinus tomentosus* (*Comp. Rend. Acad. Sci.*, CXCH, p. 1121-1124, 1931).
15. — Le cycle évolutif du *Coprinus tomentosus* (*Le Botaniste*, XXIV, p. 187-214, 1932).
16. COOL (C.). — Beiträge zur Kenntniss der Sporenkeimung und Rein Kultur der höheren Pilze. Mededeelingen uit het Phytopathologisch Laboratorium « Willie Commelin Scholten ». Amsterdam, 1912.

17. DANGEARD (P.-A.). — Recherches sur la reproduction sexuelle des champignons (*Le Botaniste*, III, p. 221-286, 1893).
18. — La reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, IV, p. 21-61, 1894).
19. — Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes (*Le Botaniste*, IV, p. 119-181, 1895).
20. — Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, V, p. 245-284, 1897).
21. — La reproduction sexuelle des champignons, étude critique (*Le Botaniste*, VII, p. 89-130, 1900).
22. — L'origine du périthèce chez les Ascomycètes (*Le Botaniste*, X, p. 1-385, 1907).
23. — La métachromatine chez les algues et les champignons (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, LXIII, p. 95-100, 1916).
24. — Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome (*Comp. Rend. Acad. Sci.*, CLXIX, p. 1005-1010, 1919).
25. — Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires et son application à l'étude des champignons (*Le Botaniste*, XXII, p. 325-490, 1931).
26. DANGEARD (Pierre). — Recherches de biologie cellulaire (Evolution du système vacuolaire chez les végétaux). Thèse Paris (*Le Botaniste*, XV, 1932).
27. — Sur l'origine des vacuoles (*Le Botaniste*, XVIII, p. 245-264, 1927).
28. De BARY (A.). — Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig, 1866.
29. DOP (P.) et GAUTIER (A.). — Manuel de technique botanique. Paris, 1928.
30. FALCK. — Die Lenzites-Fäule des Coniferenholze. Iena, 1909.
31. FAYOD (V.). — Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinées (*Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 7, IX, p. 181-411, 1889).
32. GAUMANN (E. A.) and DODGE (C. W.). — Comparative morphology of fungi. New-York, 1928.
33. GUILLIERMOND (A.). — Observations sur l'origine des vacuoles (Vol. jubil. V. Grégoire, 2^e partie, *La Cellule*, XXXVI, p. 6, 1927).
34. GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.). — Traité de cytologie végétale. Paris, 1933.
35. HANNA (W. F.). — The dry needle method of making monosporous cultures of Hymenomycetes (*Ann. of Bot.*, XXXVIII, p. 791-794, 1924).
36. — The problem of sex in *Coprinus lagopus* (*Ann. of Bot.*, XXXIX, p. 431-457, 1925).
37. — Sexual stability in monosporous mycelia of *Coprinus lagopus* (*Ann. of Bot.*, XLII, p. 379-389, 1928).
38. HARNACK (W.). — Die Entstehung des Paarkernmyzels bei *Collybia tuberosa* und *Schizophyllum commune* (*Zeitschr. f. Bot.*, XXIV, p. 353-380, 1931).

39. HARTMANN (M.). — Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten (Handb. der Vererbungswissenschaft. Lief 9, II, E, 1929).
40. HELDMAIER (C.). — Ueber die Beeinflussbarkeit der Sexualität von *Schizophyllum commune* und *Collybia velutipes* (Zeitschr. f. Bot., XXII, p. 161-220, 1929).
41. HIRMER (M.). — Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyceten (Zeitschr. f. Bot., XII, p. 657-674, 1920).
42. HOFFMANN (H.). — Icones Analyticae Fungorum, Abbildungen und Beschreibungen von Pilzen mit besonderer Rücksicht auf Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1861.
43. KNIEP (H.). — Beiträge zur Kenntniss der Hymenomyceten, I-V (Zeitschr. f. Bot., V-IX, 1913-1917).
44. — Ueber die Bedingungen der Schnallenbildung bei den Basidiomyceten (Flora, p. 380-395, 1918).
45. — Ueber morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung (Verhandl. der Physikal.-Med. Gesellschaft zu Würzburg, XLVI, p. 1-18, 1920).
46. — Ueber Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung (Verhandl. der Physikal.-Med. Gesellschaft zu Würzburg, XLVII, p. 1-29, 1922).
47. — Ueber erbliche Aenderungen von Geschlechtstaktoren bei Pilzen (Zeitschr. f. Ind. Abst.-und Vererb., XXXI, p. 170-183, 1923).
48. — Die Sexualität der niederen Pflanzen. Iena, 1928.
49. KONRAD (P.) et MAUBLANC (A.). — Icones Selectae Fungorum, I. Paris, 1924-1930.
50. KÜHNER (R.). — Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricacés. Thèse Paris (Le Botaniste, XVII, p. 1-224, 1927).
51. — Le développement et la position taxonomique de l'*Agaricus disseminatus*, Pers. (Le Botaniste, XX, p. 147-156, 1928).
52. LANGE (J. E.). — Studies in the Agarics of Denmark. Part. II, *Coprinus* (Dansk Bot. Arkiv, 1915).
53. LANGERON (M.). — Précis de microscopie. Paris, 1925.
54. LEHFELDT (W.). — Ueber die Entstehung des Paarkernmyzels bei heterothallischen Basidiomyceten (Hedwigia, LXIV, p. 30-51, 1922).
55. LENDNER (A.). — A propos de l'hétérothallisme des Coprins (Bull. Soc. Bot. Genève, XII, p. 337-352, 1920).
56. LEVINE (M.). — The origin and development of the lamellae in *Coprinus micaceus* (Amer. Journ. of Bot., I, p. 343-356, 1914).
57. — Life history and sexuality of Basidiomycetes (Bot. Gaz., LXVIII, p. 67-68, 1919).
58. — The origin and development of lamellae in *Agaricus campestris* and in certain species of *Coprinus* (Amer. Journ. of Bot., IX, p. 509-533, 1922).

59. MAIRE (R.). — Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Thèse Paris (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, 1902).
60. MARTENS (P.). — L'origine du crochet et de l'anse d'anastomose chez les champignons supérieurs (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XLVIII, p. 259-279, 1932).
61. MARTENS (P.) et VANDENDRIES (R.). — Le cycle conidien haploïde et diploïde chez *Pholiota aurivella* (*La Cellule*, XLI, p. 335, 1932).
62. MOUNCE (I.). — Homothallism and the production of fruit-bodies by monosporous mycelia in the Genus *Coprinus* (*Trans. Brit. Myc. Soc.*, VII, p. 198-217, 1921).
63. — Homothallism and heterothallism in the Genus *Coprinus* (*Trans. Brit. Myc. Soc.*, VIII, p. 256-269, 1922).
64. NEWTON (D. E.). — The bisexuality of individual strains of *Coprinus Rostrupianus* (*Ann. of Bot.*, XL, p. 105-128, 1926).
65. — The distribution of spores of diverse sex on the hymenium of *Coprinus lagopus* (*Ann. of Bot.*, XL, p. 891-917, 1926).
66. OORT (A. J. P.). — Die Sexualität von *Coprinus fimetarius* (*Rec. Trav. Bot. Néerland.*, XXVII, p. 85-148, 1930).
67. QUINTANILHA (A.). — Le problème de la sexualité chez les champignons. Coimbra, 1933.
68. REA (C.). — British Basidiomycetae. Cambridge, 1922.
69. RICKEN (A.). — Die Blätterpilze (Agaricaceae). Leipzig, 1910-1915.
70. SASS (J. E.). — The cytological basis for homothallism and heterothallism in the Agaricaceae (*Amer. Journ. of Bot.*, XVI, p. 663-700, 1929).
71. SCHENCK (E.). — Die Fruchtkörperbildung bei einigen *Bolbitius*- und *Coprinus*-Arten (*Beiheft z. Bot. Zentralbl.*, XXXVI, p. 355, 1919).
72. SCHMITZ (J.). — Mycologische Beobachtungen, als Beiträge zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte einiger Schwämme aus der Klasse der Gastromyceten und Hymenomyceten (*Linnaea*, XVI, p. 141-215, 1842).
73. SHARP (L. W.). — An introduction to cytology. New York, 1926.
74. VANDENDRIES (R.). — Recherches sur la sexualité des Basidiomycètes (*Comp. Rend. Soc. Biol.*, LXXXVI, p. 513, 1922).
75. — Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes (*Mém. Acad. Roy. Belg.*, V, p. 1-98, 1923).
76. — Nouvelles recherches sur la sexualité des Basidiomycètes (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, LVI, p. 73-97, 1923).
77. — Nouvelles recherches sur la bipolarité sexuelle des Basidiomycètes (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, LVII, 1924).
78. — Recherches expérimentales sur la bipolarité sexuelle des Basidiomycètes (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, LVII, p. 75-78, 1924).
79. — Contribution nouvelle à l'étude de la sexualité des Basidiomycètes (*La Cellule*, XXXV, p. 129-155, 1924).
80. — Les mutations sexuelles des Basidiomycètes (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, LVIII, p. 28-37, 1925).
81. — Recherches expérimentales prouvant la fixité du sexe dans

- Coprinus radians*, Desm. (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XLI, p. 358-374, 1925).
82. — L'hétérothallisme dans le genre *Coprinus* (*Bull. Soc. Bot. Belg.*, LVII, p. 139-146, 1925).
 83. — La tétrapolarité sexuelle des Coprins (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, LVIII, p. 180-186, 1926).
 84. — Les mutations sexuelles, l'hétérohomothallisme et la stérilité entre races géographiques de *Coprinus micaceus* (*Mém. Acad. Roy. Belg.*, IX, p. 1-50, 1927).
 85. — Le comportement sexuel du Coprin micacé dans ses rapports avec la dispersion de l'espèce (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, LX, 1927).
 86. — Nouvelles recherches expérimentales sur le comportement sexuel de *Coprinus micaceus*, 1^{re} partie (*Mém. Acad. Roy. Belg.*, IX, 1927).
 87. — A propos des mutations hétérohomothalliques chez les champignons (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, LXI, p. 75, 1928).
 88. — Comment résoudre le problème sexuel du Coprin micacé ? (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, LXI, p. 123-135, 1929).
 89. — Les relations entre souches étrangères expliquées par les aptitudes sexuelles des individus parthénogéniques chez *Coprinus micaceus* (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XLV, p. 216, 1929).
 90. — La bipolarité sexuelle chez *Coprinus disseminatus*, Pers. (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, LXII, p. 133-136, 1930).
 91. — La tétrapolarité et les mutations sexuelles chez *Hypophyllum hydrophilum* (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, LXIII, p. 25-35, 1930).
 92. — La conduite sexuelle des Hyménomycètes interprétée par les théories de Hartmann concernant la bisexualité et la relativité sexuelle (*Bull. Acad. Roy. Belg.*, XVI, p. 1213-1234, 1930).
 93. — Conduite sexuelle de *Psathyrella disseminata* et essais de détermination des valeurs relatives des réalisateurs sexuels selon Hartmann (*Bull. Acad. Roy. Belg.*, XVI, p. 1235-1249, 1930).
 94. — Les polarités sexuelles de *Coprinus tergiversans*, Fr. (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XLVII, p. 36-43, 1931).
 95. — Les aptitudes et les mutations sexuelles chez *Panaeolus papilionaceus*, Fr. (Recueil de Trav. Cryptog. dédiés à L. MANGIN, Paris, 1931).
 96. — Tétrapolarité sexuelle de *Pleurotus columbinus* (*La Cellule*, XLI, 1932).
 97. — Nouvelles investigations dans le domaine sexuel des Hyménomycètes (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, XLIX, p. 130-165, 1933).
 98. VANDENDRIES (R.) et BRODIE (H. J.). — La tétrapolarité et l'étude expérimentale des barrages sexuels chez les Basidiomycètes (*Bull. Acad. Roy. Belg.*, XIX, 1933).
 99. VANDENDRIES (R.) et MARTENS (P.). — Oïdies haploïdes et diploïdes sur mycélium diploïde chez *Pholiota aurivella*, Batsch (*Bull. Acad. Roy. Belg.*, XVIII, p. 468-472, 1932).

100. VANDENDRIES (R.) et ROBYN (G.). — Nouvelles recherches expérimentales sur le comportement sexuel de *Coprinus micaceus*, 2^e partie (*Mém. Acad. Roy. Belg.*, 1929).
 101. VAN TIEGHEM. — Sur la fécondation des Basidiomycètes (*Comp. Rend. Acad. Sci.*, LXXX, p. 573, 1875).
 102. — Sur le développement du fruit des Coprins et la prétendue sexualité des Basidiomycètes (*Comp. Rend. Acad. Sci.*, LXXXI, p. 877, 1875).
 103. — Nouvelles observations sur le développement du fruit et sur la prétendue sexualité des Basidiomycètes et des Ascomycètes (*Bull. Soc. Bot.*, XXIII, p. 99, 1876).
-

PLANCHES HORS TEXTE

PLANCHE IX

Coprinus tomentosus.

Grossissement : 1.800.

FIG. 1. — Sphère germinative à deux noyaux.

FIG. 2. — Petit tube germinatif à six noyaux.

FIG. 3-9. — Divers aspects de la division nucléaire indirecte dans les filaments mycéliens.

FIG. 10. — Vieux articles au voisinage de la spore ; leurs noyaux sont ou disparus, ou en voie de dégénérescence, sauf l'article supérieur renfermant trois noyaux et qui semble pouvoir encore donner une petite ramification.

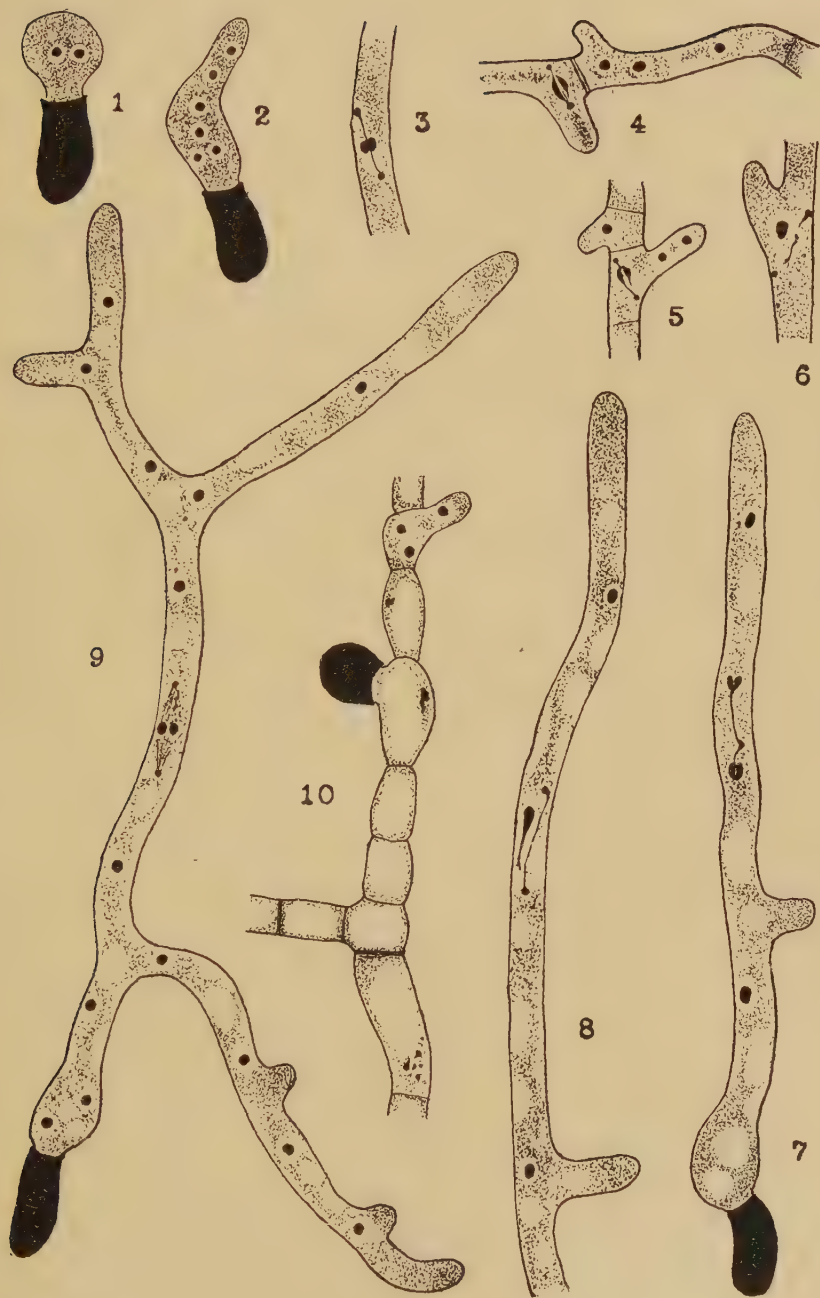


PLANCHE X

Coprinus tomentosus.

Grossissement : 1.800.

FIG. 1-2. — Jeunes oidiophores renfermant un grand nombre de noyaux.

FIG. 3-4. — Oidiophores et oïdies montrant divers aspects nucléaires.

FIG. 5-8. — Stades de germination des oïdies.

FIG. 9-10. — Filaments mycéliens provenant de la germination des oïdies et portant déjà à leur tour de nouvelles oïdies.



PLANCHE XI

Coprinus tomentosus.

Grossissement : fig. 1-4, 145 ; fig. 5-6, 70.

- FIG. 1. — Coupe médiane d'un primordium montrant les premières hyphes chromophiles tapissant latéralement le chapeau.
- FIG. 2. — Coupe tangentielle du même exemplaire montrant l'assise annulaire d'hyphes chromophiles.
- FIG. 3. — Coupe médiane d'un primordium plus avancé où les hyphes chromophiles tapissent la surface inférieure du chapeau.
- FIG. 4. — Coupe tangentielle d'un primordium où l'on voit l'ondulation de l'assise palissadique, le début du développement des feuillets.
- FIG. 5. — Coupe tangentielle d'un jeune carpophore où l'assise palissadique est encore continue sur les arêtes des feuillets.
- FIG. 6. — Coupe tangentielle d'un carpophore plus avancé montrant l'assise palissadique en partie interrompue.

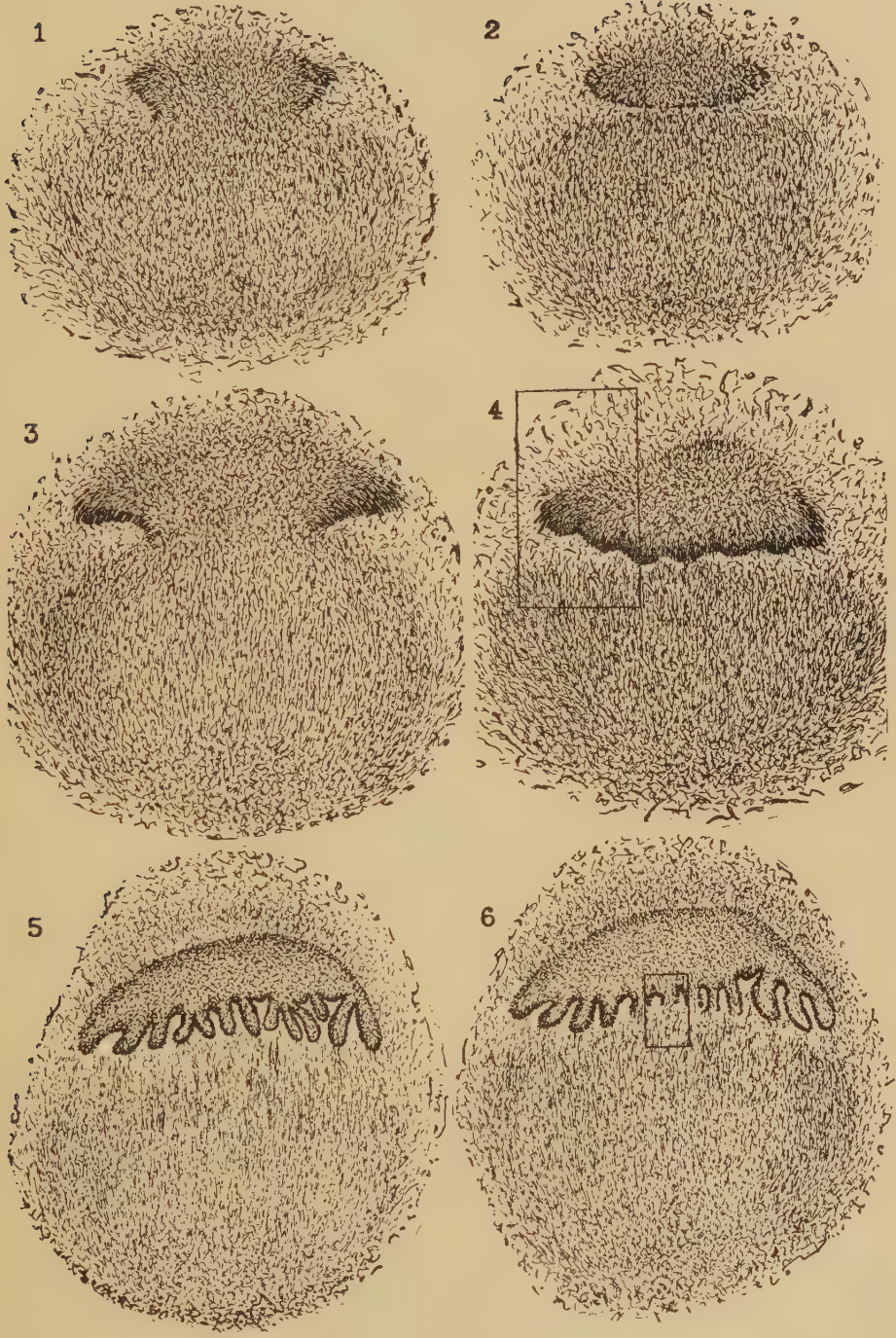


PLANCHE XII

Coprinus tomentosus.

Agrandissement de la partie encadrée de la fig. 4 de la pl. XI. Grossissement : 600.

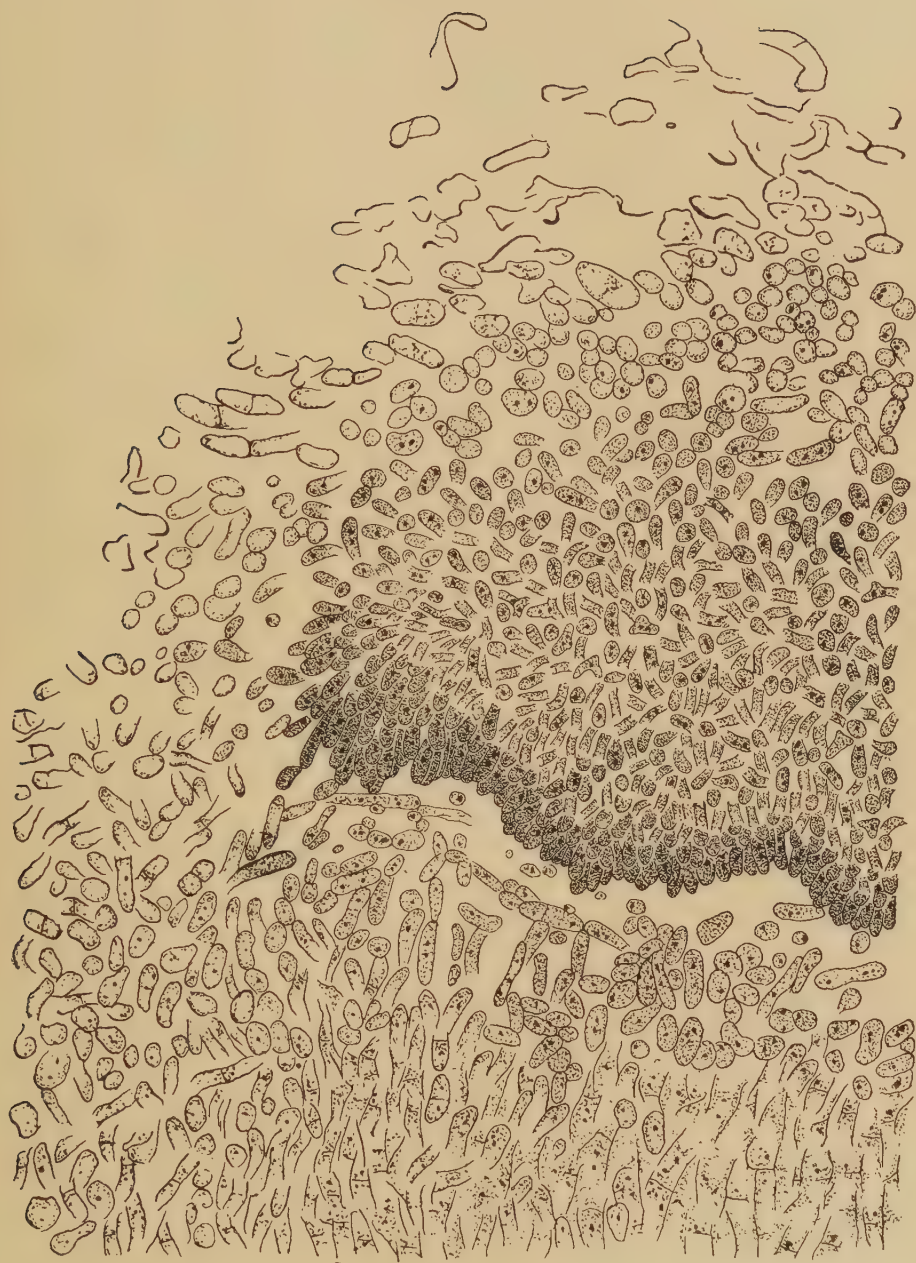


PLANCHE XIII

Coprinus tomentosus.

Grossissement : 1.800.

FIG. 1. — Jeunes basides à deux noyaux.

FIG. 2. — Rapprochement des deux noyaux qui vont se fusionner.

FIG. 3. — Baside avec noyau de fusion.

FIG. 4. — Formation des chromosomes au sein du nucléoplasme hyalin et apparition d'un centrosome.

FIG. 5. — Deux chromosomes bivalents au milieu du fuseau.

FIG. 6-9. — Anaphase de la première mitose.

FIG. 10. — Deux noyaux-fils reconstitués.

FIG. 11. — Mitose double vue dans un groupe de basides coupées transversalement.

FIG. 12. — Double division observée dans une baside en long.

FIG. 13. — Quatre noyaux formés.

FIG. 14. — Développement des stérigmates.

FIG. 15-17. — Formation des spores et passage des noyaux dans les spores.

FIG. 18. — Aspects nucléaires dans les spores.

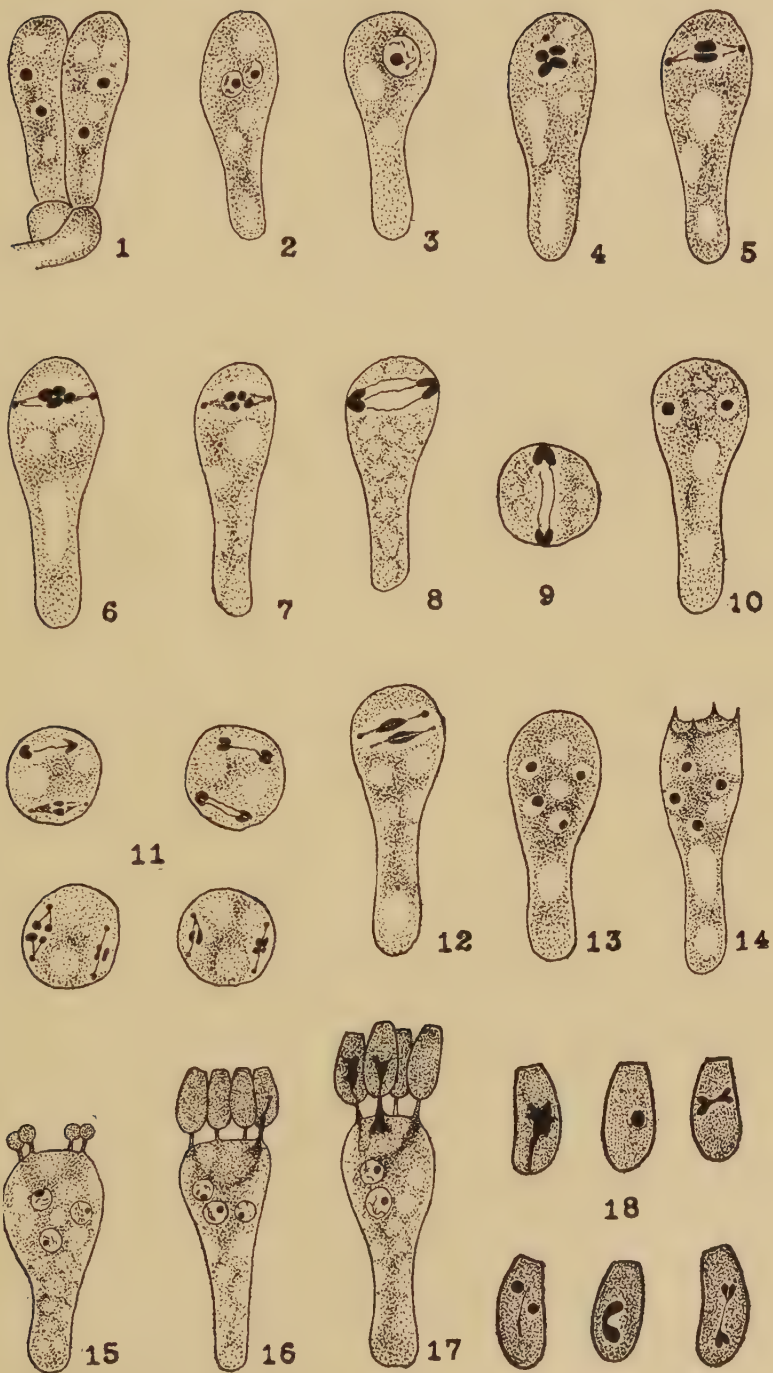


PLANCHE XIV

Coprinus tomentosus.

Grossissement : fig. 1, 900 ; fig. 2-7, 2.600.

FIG. 1. — Agrandissement de la partie encadrée de la fig. 6 de la pl. XI.

FIG. 2-7. — Aspects variés du cytome dans les différentes parties du champignon : fig. 2, tube germinatif ; fig. 3, jeunes cellules hyméniales et sous-hyméniales ; fig. 4, baside avec noyau de fusion ; fig. 5, baside portant de très jeunes spores ; fig. 6, basidiospores ; fig. 7, oïdiophore et oïdies.



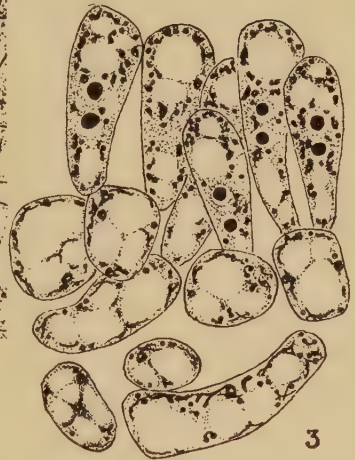
1



2



5



3



4



7



6



PLANCHE XV

Coprinus Hendersonii.

Agrandissement de la partie encadrée de la fig. 9 dans le texte. Grossissement : 600.



PLANCHE XVI

Coprinus Hendersonii, fig. 1-12, et
Coprinus lagopus, fig. 13-18.

Grossissement : 2.600.

- FIG. 1. — Petit bourgeon germinatif à un noyau.
FIG. 2. — Tube germinatif à trois noyaux.
FIG. 3. — Jeune baside à deux noyaux.
FIG. 4. — Baside avec noyau de fusion présentant deux nucléoles.
FIG. 5. — Baside avec noyau de fusion à un seul nucléole.
FIG. 6. — Noyau double devenant très chromophile.
FIG. 7. — Disparition du nucléole et apparition de petits corpuscules chromatiques rappelant les protochromosomes.
FIG. 8. — Formation de quatre chromosomes au sein du nucléoplasme hyalin.
FIG. 9. — Stade de la plaque équatoriale.
FIG. 10. — Anaphase de la première division.
FIG. 11. — Deux noyaux formés.
FIG. 12. — Quatre noyaux constitués.
FIG. 13. — Jeune baside à deux noyaux et avec une grande vacuole au sommet.
FIG. 14. — Baside avec noyau de fusion et grande vacuole au sommet.
FIG. 15. — Baside avec noyau de fusion et grande vacuole apicale désagrégée.
FIG. 16. — Quatre chromosomes visibles à la plaque équatoriale en se confondant.
FIG. 17. — Anaphase de la première division.
FIG. 18. — Double division des deux noyaux-fils.

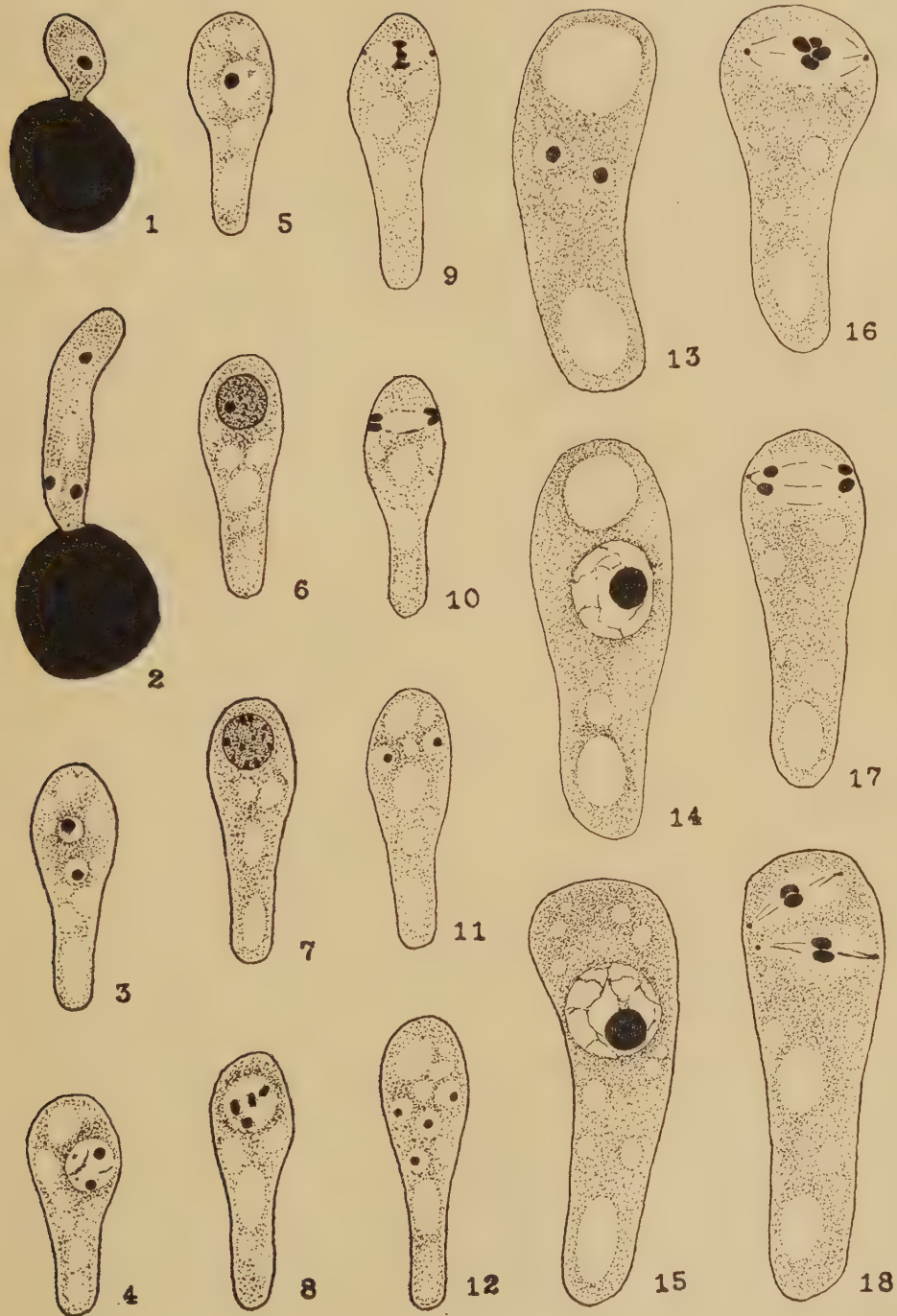


PLANCHE XVII

Coprinus lagopus.

Grossissement : 2.600.

- FIG. 1. — Anastomose entre deux filaments primaires appartenant à deux thalles compatibles mis en confrontation, avec un noyau dans le canal de jonction.
- FIG. 2. — Anastomose entre un filament secondaire et un filament primaire incompatibles avec une division conjugée à l'entrée du filament primaire, d'où s'éloignent les noyaux primaires.
- FIG. 3. — Anastomose entre un filament secondaire et un filament primaire incompatibles ; ce dernier en voie de transformation due à l'invasion des noyaux conjugués, ce qui se traduit par la division conjugée à l'extrémité du filament primaire. Deux noyaux semblent dégénérer dans la partie inférieure du filament primaire.
- FIG. 4. — Division conjugée à l'extrémité d'un filament secondaire. Les chromosomes sont nettement visibles dans les deux figures.
- FIG. 5. — Division conjugée dans une cellule intercalaire à la base d'une jeune ramification.
- FIG. 6. — Vieille cellule secondaire à deux noyaux et cloisonnée en deux cellules uninucléées dont l'inférieure produit un oïdiphore portant trois oïdies.

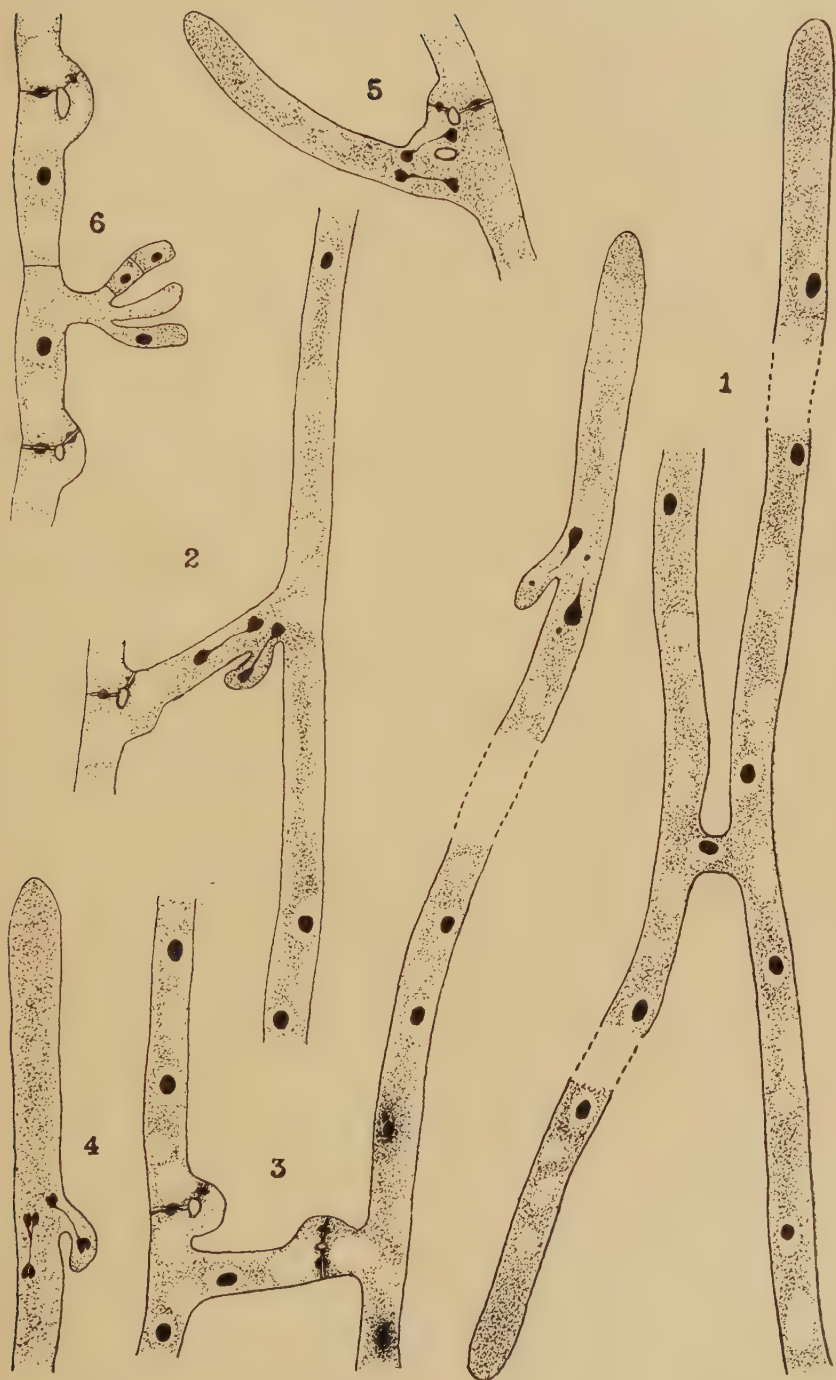


PLANCHE XVIII

Coprinus lagopus.

Grossissement : 2.600.

Divers aspects du cytome dans les différentes parties du champignon.

FIG. 1. — Tube germinatif.

FIG. 2. — Filaments âgés avec oïdiophores et oïdies.

FIG. 3. — Baside portant de très jeunes spores, pseudoparaphyses et cellules sous-hyméniales.

FIG. 4. — Baside dont les noyaux sont déjà entrés dans les spores.

FIG. 5. — Basidiospore mûre.



PLANCHE XIX

Coprinus micaceus.

FIG. 1. — Coupe longitudinale sub-médiane d'un carpophore montrant l'ondulation de l'assise palissadique au début du développement des feuillets. Grossissement : 145.

FIG. 2. — Feuillet arrivés au contact du pied dont les cellules sont encore jeunes, cylindriques et binucléées, mais la continuité de l'assise palissadique n'est pas encore interrompue sur les arêtes. Grossissement : 900.

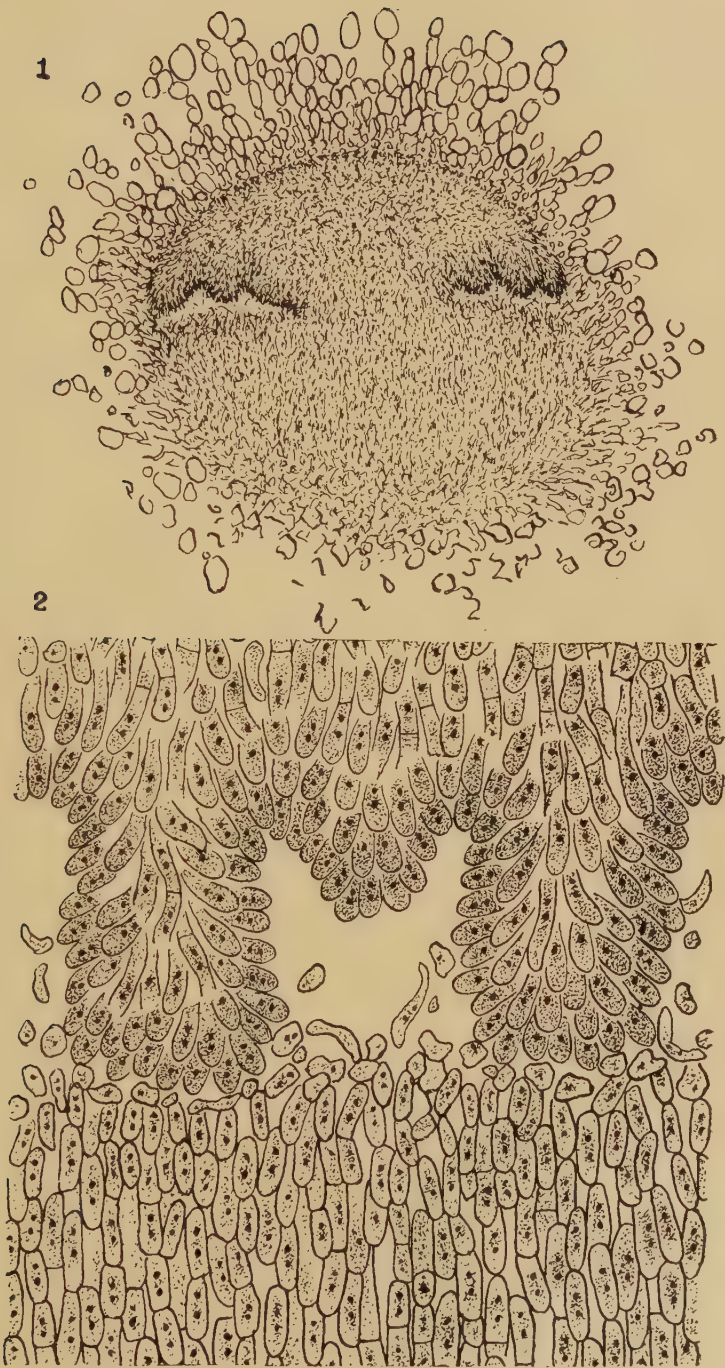


PLANCHE XX

Coprinus domesticus.

Filaments secondaires montrant trois divisions conjuguées et quelques articles apocytiques à noyaux appariés. Grossissement : 1.800.



DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Sexualité des Mucorinées

Vu et approuvé :

Paris, le 26 février 1934.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
PRÉFACE.....	89
INTRODUCTION.....	91
TERMINOLOGIE.....	93
TECHNIQUE.....	95

PREMIÈRE PARTIE

Études du développement.....	103
<i>Chapitre premier.</i> — Germination des spores.....	103
<i>Chapitre II.</i> — Développement du mycélium.....	106
<i>Chapitre III</i> — Oïdies.....	111
<i>Chapitre IV.</i> — Cultures primaires et secondaires.....	117
<i>Chapitre V.</i> — Développement du carpophore.....	139

DEUXIÈME PARTIE

Études cytologiques.....	161
<i>Chapitre VI.</i> Le nucléome.....	161
<i>Chapitre VII.</i> — Le vacuome.....	178
<i>Chapitre VIII.</i> — Le cytome.....	185

TROISIÈME PARTIE

La sexualité.....	189
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	195
APPENDICE.....	201
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	203
PLANCHES HORS TEXTE.....	209

